

THÈSE

Présentée pour obtenir le grade de docteur délivré par
L'École Doctorale Agrosciences et Science (ED536)
Spécialité : Sciences Agronomiques

Présentée par

Blanche Collard

**Effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats
sur le contrôle biologique par conservation : étude et modélisation
des déplacements de dermaptères dans les bananeraies**

Directeurs de thèse

Claire Lavigne et Philippe Tixier

Encadrants de la thèse

Thomas Delattre et Dominique Carval

Soutenue publiquement le 8 mars devant le jury composé de :

Emmanuelle Porcher

Manuel Plantegenest

Aurelie Coulon

Adrien Rusch

Rapporteuse

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

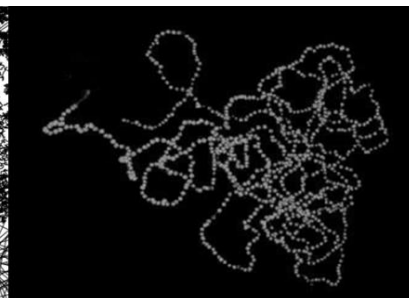
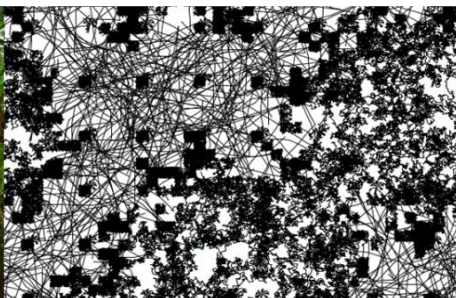


Table des matières

<i>Table des matières</i>	1
<i>Résumé</i>	7
<i>Summary</i>	7
Chapitre 1 : Introduction générale	9
1. Contexte de la thèse	9
2. Contrôle biologique par conservation	11
2.1. Ravageurs « forever »	11
2.2. Définition	12
2.3. Améliorer l'impact des ennemis naturels par la diversification végétale	13
2.4. Améliorer l'impact des ennemis naturels par la manipulation des habitats	14
2.5. Manipuler l'organisation spatiale des habitats favorables	17
2.6. Ajustement des stratégies de contrôle biologique aux spécificités des agrosystèmes	18
2.7. Cas de la thèse	20
3. Les apports de l'écologie du paysage pour l'étude de l'organisation spatiale	21
3.1. Les patrons spatiaux et l'échelle du paysage.	21
3.2. Les outils de l'écologie du paysage	21
4. Le comportement de prospection pour la nourriture	26
4.1. Cadre conceptuel sur les mouvements animaux	26
4.2. Effet des habitats sur le comportement de prospection	27
5. Une approche de modélisation pour l'étude de l'effet de l'organisation spatiale sur les déplacements de prospection pour la nourriture	28
5.1. La simulation et la modélisation en renfort de l'expérimentation	28
5.2. Modèle mécaniste spatialement explicite et individu centré	28
5.3. Modélisation des déplacements de prospection	30
6. Démarche et objectifs de la thèse	31
Chapitre 2 - Le cas des dermptères du genre <i>Euborellia</i> dans les bananeraies de la Martinique	35
Avant-propos	35
1. Caractéristiques de l'agrosystème des bananeraies de la Martinique	35
1.1. Les bananeraies de la Martinique, des monocultures semi-pérennes en voie de diversification ?	35
1.2. Le charançon du bananier <i>Cosmopolites sordidus</i> : un ravageur majeur du bananier	36
1.3. Le dermptère <i>Euborellia caraibea</i> et ses habitats favorables.	38
2. Effet de l'organisation spatiale des habitats dans les bananeraies diversifiées de la Martinique sur les dermptères du genre <i>Euborellia</i>	42
2.1. Introduction	42
2.2. Matériels et méthodes	43
2.3. Résultats	48
2.4. Discussion	52
Annexes	55

TABLE DES MATIERES

Chapitre 3 : Effet de l'organisation spatiale des habitats dans les parcelles agricoles sur le contrôle biologique par conservation : une étude de modélisation individu-centrée	63
Avant-propos.....	63
Abstract.....	66
1. Introduction.....	67
2. Materials and Methods	69
2.1. Plots simulation	69
2.2. Model processes	71
2.3. Model parameters	73
2.4. Model outputs.....	73
2.5. Model analysis.....	74
2.6. Qualitative analysis of parameter value choices	74
3. Results.....	75
3.1. Banana plant level	75
3.2. Plot level	77
4. Discussion	80
4.1. Dilution effect at the plot level	80
4.2. Edge length at the banana plant level	81
4.3. Which organisations of alternative favourable habitats are best for CBC at the plot level?	82
4.4. Conclusions.....	83
Appendix: Supplementary materials.....	85
Chapitre 4 : Effet des habitats sur le comportement de prospection du dermaptère <i>Euborellia carai-bea</i>.	107
Avant-propos.....	107
1. Les résidus de bananiers modifient le comportement de prospection d'un arthropode prédateur généraliste des bananeraies de la Martinique: analyse des déplacements nocturnes du dermaptère <i>Euborellia carai-bea</i> en mésocosme expérimental.	107
1.1. Introduction.....	107
1.2. Matériels et méthodes	109
1.3. Résultats.....	117
1.4. Discussion	121
2. Mise en perspective des résultats au moyen du modèle Foragescape	124
Annexes	127
Chapitre 5 : Discussion générale	135
1. Effet de l'organisation spatiale des habitats dans la parcelle agricole sur le contrôle biologique par conservation.....	135
1.1. Apports conceptuels.....	135
1.2. Cas d' <i>E. carai-bea</i> et du charançon dans les bananeraies de la Martinique	135
1.3. Généralisation aux agrosystèmes pérennes et aux arthropodes prédateurs terrestres et généralistes ..	136

TABLE DES MATIERES

2. Retour sur la méthodologie	137
2.1. Démarche générale de la thèse	137
2.2. Habitat favorable et habitat défavorable	137
2.3. Notion de parcelle agricole.....	138
2.4. Transfert des outils et des métriques de l'écologie du paysage dans la parcelle agricole.....	138
2.5. Représentation du mouvement par une marche aléatoire corrélée.	139
2.6. Modification des déplacements sur les résidus.....	140
3. Répercussions pratiques des connaissances.....	141
3.1. Pour une meilleure prise en compte de l'effet de dilution.....	141
3.2. L'organisation spatiale, un levier pour les agriculteurs sur le contrôle biologique par conservation ? 141	
3.3. Dispositif de suivi des insectes nocturnes en mésocosmes expérimentaux	142
3.4. Connaissances sur les dermptères de la Martinique	142
4. Perspectives	143
4.1. Valorisation des données non analysées	143
4.2. Suite de la démarche de « pattern-oriented modelling »	144
4.3. Relier l'effet <i>per capita</i> des prédateurs aux autres composantes du CBC.....	146
5. Conclusions générales	147
<i>Références bibliographiques.....</i>	<i>149</i>

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier l'ensemble de mes encadrants pour leur disponibilité, leur soutien et l'intérêt constant dont ils ont fait preuve tout au long de ma thèse. Thomas Delattre, toujours à l'écoute, même lorsque je venais partager régulièrement mes multiples questionnements, et qui m'a permis d'avoir souvent cette agréable sensation de travailler non pas sous sa tutelle, mais en collaboration avec lui. Sans son aide et sa maîtrise de linux, le chapitre 4 de ma thèse n'aurait pas été le même. Claire Lavigne, qui, malgré tous ses engagements, trouve toujours du temps de qualité à vous accorder, réussissant fréquemment à éclaircir une situation qui semblait embrouillée au préalable. Philippe Tixier, pour son enthousiasme sans faille, ses batailles (justifiées) contre mes dispersions, Dominique Carval, pour ses remarques toujours pertinentes sur mon travail et sa connaissance précieuse des communautés d'arthropodes dans les bananeraies. Merci à eux deux pour leur présence dans l'encadrement malgré la distance.

Je remercie les membres du comité de thèse, Fabrice Vinatier, David Bohan, Cyril Piou et Stéphanie Aviron pour leur intérêt et leurs conseils avisés. Merci à Fabrice en particulier pour l'approche de terrain et de modélisation de sa thèse qui m'ont beaucoup inspiré. Merci aux nombreux chercheurs, ingénieurs ou experts que j'ai pu contacter durant ma thèse et qui m'ont tous fourni des renseignements précieux : sur mon modèle biologique (Christophe Girod, Myriam Siegwart, Joel Meunier, Benoit Sauphanor et Yvan Capowiez), sur le logiciel Image J (Rouvière Christian, Jacques le bot), sur la vidéo-surveillance (Amory Alister), sur les techniques de suivi nocturne d'insecte (Don Reynolds) ou sur les techniques pour générer aléatoirement des organisations spatiales contrastées (Thomas Opitz et Julien Papaix).

Je remercie la direction et l'équipe administrative de l'INRA PSH de m'avoir accueilli durant ces 3 ans. Merci aux chercheurs, ingénieurs, techniciens, doctorants, post-docs et stagiaires de l'unité PSH : ceux qui se sont rendus disponibles pour discuter de mes expériences, ceux avec qui j'ai partagé des repas joyeux et animés tous les midis et ceux qui sont devenus des amis. J'espère qu'ils se reconnaîtront, la liste est trop longue... Un merci tout particulier à mes compagnons de bureau, Manon, Tarek et surtout à Camille, qui m'aura supportée pendant toute la durée de ma thèse.

Je remercie la direction du CIRAD Martinique et l'équipe administrative et technique de m'avoir accueilli durant 4 mois et demi, me permettant d'envahir insectarium, chambre climatique et serre sur une si courte durée. Je remercie Iris Abu Baker pour son enthousiasme et sa motivation, ainsi que Mathieu qui a partagé son encadrement avec moi. Son travail de M2 m'a permis d'enrichir ma thèse de données de terrain et ainsi de mieux connaître l'agrosystème que j'étudiais (chapitre 2). Merci à Mathieu, Raphael, Olivier, Pierre-Emmanuel, Philippe et Béatrice pour (entre autres) leur accueil et leur aide technique, ils ont été d'un recours précieux pour mener à bien mes expériences. Je remercie également les planteurs qu'Iris et moi avons pu rencontrer pour son travail, qui nous ont donné de leur temps si précieux, bien que certainement frustrés par la lenteur de la recherche.

Merci à ma famille, sur qui j'ai la chance de pouvoir toujours compter. Merci aux amis de toujours, Marion, Benoit, Florian, Adèle, Amandine, Hélène et Hà, et les amis perdus, ceux « qu'un destin différent entraîne ». Merci aux rencontres de la ferme du bonheur, qui m'ont permis d'entre-apercevoir le gouffre entre leurs réalités et celles du monde de la recherche académique ou des écoles d'ingénieurs. Merci à la coloc de Nanterre et aux collègues de la LPO pour m'avoir définitivement remis sur pied. Merci aux amis d'Avignon, chanteurs en tongs du dimanche, chanteuses d'Artetoteca, colocs, et autres rencontres musicalo-festives, qui ont su rendre mon séjour fantastique. Merci à toi Damien, pour ta compagnie, ton soutien depuis deux ans mais aussi pour nos échanges nourris qui, j'espère, m'auront rendue un peu moins ignorante en épistémologie et en histoire des sciences.

Je terminerai par une pensée spéciale pour Hélène et Samy, qui ont su me convaincre de ma capacité à venir à bout d'une thèse, alors que je pensais avoir laissé passer ma chance.

Résumé

Effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats sur le contrôle biologique par conservation : étude et modélisation des déplacements de dermaptères dans les bananeraies.

Dans cette thèse, nous avons cherché à savoir si, et comment, l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats favorables aux prédateurs généralistes pouvait influencer le contrôle biologique par conservation (CBC) via leur comportement de prospection. Ce travail s'appuie sur une démarche de modélisation guidée par des expérimentations sur le dermaptère *E. caraibea*, prédateur généraliste des bananeraies de la Martinique.

Dans une expérience au sein de bananeraies de la Martinique, nous avons constaté que l'abondance et l'activité des dermaptères semblaient dépendre fortement des types d'habitats : les résidus de bananiers apparaissant particulièrement plus favorables aux dermaptères que le sol nu.

Nous avons développé un modèle individu centré et spatialement explicite (Foragescape) du déplacement de prospection d'un prédateur type (inspiré d'*E. caraibea*) dans les bananeraies, basé sur le caractère favorable ou défavorable des habitats. Le modèle prédit que l'efficacité *per capita* des prédateurs pour le CBC peut être fortement affectée par la dilution spatiale des prédateurs, causée par l'addition d'habitats favorables, mais que cet effet pouvait être partiellement ou complètement compensé par leur organisation spatiale.

Une hypothèse clef du modèle Foragescape a pu être retrouvée dans une expérience en mésocosme expérimental : les déplacements des dermaptères sont plus lents et sinueux sur les résidus, un habitat plutôt favorable, que sur le sol nu, plutôt défavorable. On peut donc, dans une certaine mesure, étendre les prédictions du modèle sur l'organisation spatiale et le CBC aux dermaptères dans les bananeraies.

Summary

Effect of spatial organisation of habitats in agricultural plots on conservation biological control: studying and modelling earwig's movements in banana fields.

In this thesis, we investigated whether - and how - the intra-plot spatial patterns of habitats favourable to generalist predators could influence the conservation biological control (CBC) through their foraging behaviour. This work is based on a modelling approach guided by experiments on the earwig *E. caraibea*, a generalist predator in banana fields of Martinique.

In an experiment in banana fields, we found that the abundance and activity of earwigs seemed to be influenced by habitat types: banana tree residues appeared to be particularly more favourable to earwigs than bare soil.

We developed a spatially explicit and individual-based model (Foragescape) of the foraging movements of an earwig-like predator in a banana field - based on the favourable or unfavourable nature of habitats. We found that the per-capita predator effect was strongly affected by the spatial dilution of predators, induced by favourable habitats addition, but this negative effect could be partially or fully mitigated by their spatial organisation.

A key hypothesis of the Foragescape model was found on earwigs in a mesocosm experiment: earwig's movements are slower and more sinuous on residues, a rather favourable habitat, than on bare soil, a rather unfavourable habitat. Therefore, the model's predictions on spatial organisation and CBC can to some extent be adapted to the earwigs in banana fields.

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

Ce travail a donné lieu à deux publications (1 publiée, 1 à soumettre), ainsi qu'à deux présentations lors de congrès (2 communications orales).

Publications

Collard, B; Tixier, P; Carval, D; Lavigne, C; Delattre, T, Spatial organisation of habitats in agricultural plots affects per-capita predator effect on conservation biological control: an individual based modelling study, **Ecological Modelling** 388, 124-135.

Collard, B; Tixier, P; Carval, D; Lavigne, C; Delattre, T, **à soumettre.** Banana tree residues affect the foraging behaviour of a generalist predatory arthropod of banana fields in Martinique: analysis of the nocturnal movements of the earwig *Euborellia caraibea* in experimental microcosms.

Communications orales

Collard, B; Delattre, T; Carval, D; Lavigne, C; Tixier, P, La parcelle comme un paysage pour la prospection des ennemis naturels : modélisation de l'effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire sur la lutte biologique par conservation, Colloque réseaux PAYOTE, 4 et 5 octobre 2017, à Paris

Collard, B; Tixier, P; Carval, D; Lavigne, C; Delattre, T, Effet d'habitats hétérogènes sur le comportement de prospection d'un arthropode prédateur généraliste : analyse des déplacements nocturnes en microcosme expérimental du dermaptère *Euborellia caraibea* de la Martinique, Colloque SFECA, 19-21 juin 2018, à Rennes

Chapitre 1 : Introduction générale

1. Contexte de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans un contexte sociétal où les questions environnementales sont de plus en plus présentes. Les questions environnementales associées à l'agriculture sont nombreuses : usage de pesticides, perte de biodiversité, destruction des sols, pollution des eaux, déforestation ou déclin des pollinisateurs. L'agriculture conventionnelle, en particulier, est souvent pointée du doigt, à la fois par des médias, des politiques, des chercheurs, mais également par de nombreuses associations issues de la société civile (LPO¹, WWF², Greenpeace³, etc.). De plus en plus, les politiques agricoles affichent l'intention de changer les pratiques actuelles vers des pratiques dites agro-écologiques (FAO, 2017), c'est-à-dire, au sens large, des pratiques mobilisant plus intensément les processus écologiques. Parmi ces pratiques, la réintroduction d'une plus grande diversité de plantes dans les agrosystèmes est probablement l'approche agro-écologique qui a reçu le plus d'attention des chercheurs ces dernières années (Altieri, 1999; Malézieux et al., 2009; Ratnadass et al., 2011; Gaba et al., 2014).

Ces recherches s'inscrivent dans une longue histoire de recherche et de débats en écologie sur le rôle de la diversité biologique au sens large dans les processus écologiques. Depuis les travaux pionniers en écologie sur la diversité biologique (Odum, 1953; MacArthur, 1955; Elton, 1958), de nombreux champs de recherche ont émergé cherchant un lien entre la diversité biologique et les services qu'elle peut rendre ou le fonctionnement des écosystèmes (Loreau et al., 2001; Diaz et al., 2007; Cardinale et al., 2012). Plusieurs années de recherche ont permis de mettre en évidence un effet positif de la diversité en espèces végétales sur certains processus clés des écosystèmes comme la production de biomasse et le recyclage des nutriments (Cardinale et al., 2007; Cardinale et al., 2011). Pour d'autres processus écologiques important en agriculture comme le contrôle des ravageurs ou des maladies, l'effet de la diversité en espèces végétales est plus incertain (Ratnadass et al., 2011). Ces mécanismes de régulation impliquent, en effet, de nombreux niveaux trophiques. Incluant généralement les végétaux, les herbivores et les prédateurs d'herbivores, leurs interactions complexes limitent notre capacité à les prédire et les mobiliser.

Etudier les effets de la diversité biologique, comme la diversité végétale, pose deux questions majeures. La première est de déterminer quelle est la diversité végétale qui agit sur le processus que l'on observe. Désignant idéalement la diversité du vivant dans son ensemble, il existe en conséquence un grand nombre de définitions de la diversité biologique, ou biodiversité (Swingland, 2001; Mason et al., 2005; Mayer, 2006), parmi lesquelles les chercheurs doivent trancher (cf. **Encadré 1**). La deuxième question est de savoir quels sont les mécanismes qui expliquent les effets de la diversité biologique. Par la suite, la variation en espèce végétale a été considérée (diversité spécifique) (cf. **section 2.3**), mais également le rôle de la diversité en tant qu'habitats pour les espèces impliqués, comme les ennemis naturels des ravageurs (cf. **section 2.4.1**). En effet, la diversité végétale dans les agrosystèmes peut fournir des habitats favorables à ces ennemis naturels, c'est-à-dire leur fournir des ressources trophiques et des conditions nécessaires à leur survie, leur reproduction et leur action sur les ravageurs. L'importance de ces effets dépend des habitats - et des traits qui y sont associés – ainsi que de leur agencement dans le temps et dans l'espace.

¹ <https://www.lpo.fr/pesticides-et-biodiversite/pesticides-et-biodiversite>

² <https://www.wwf.fr/champs-daction/alimentation>

³ <https://www.greenpeace.fr/agriculture-ecologique/>

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'effet de l'organisation spatiale des habitats au sein d'une parcelle agricole sur une stratégie de gestion particulière des ravageurs : le contrôle biologique par conservation (cf. définition **Encadré 1**). Comme beaucoup de stratégies qui sont associées à la diversification végétale, le contrôle biologique par conservation échappe encore en partie à notre compréhension (cf. **section 2.1**). En effet, de nombreux mécanismes interviennent lorsqu'on ajoute des habitats dans les agrosystèmes. Ils sont parfois bénéfiques, parfois antagonistes du contrôle des ravageurs par leurs ennemis naturels (cf. **section 2.4.2**). Par exemple, les ennemis naturels peuvent être détournés des ravageurs par d'autres ressources trophiques présentes dans ces habitats. Dans ce travail, j'ai donc cherché à déterminer le rôle que pouvait jouer l'organisation spatiale de ces habitats dans les parcelles agricoles sur la prédation des ravageurs par les ennemis naturels.

Encadré 1 : Définitions termes

Agriculture conventionnelle : agriculture moderne qui a recours à une mécanisation poussée ainsi qu'aux pesticides et engrais chimiques.

Ravageurs : organismes animaux qui attaquent les plantes cultivées, ou les récoltes stockées, en causant un préjudice économique au détriment des agriculteurs et donc des populations humaines.

Ennemis naturels : terme désignant les prédateurs ou parasitoïdes du ravageur qui pourraient être mobilisables sur la parcelle sans action d'introduction directe. « Naturel » est ici employé par opposition à « introduit directement par l'agriculteur pour contrôler les ravageurs » mais ne se prononce pas sur l'origine « indigène » ou « exotique » des espèces.

Agrosystème (ou agroécosystème) : écosystème créé par l'exercice de l'agriculture. Il est constitué de l'ensemble des composants biotiques ou abiotiques qui sont impliqués dans la production agricole (Elliott et Cole, 1989). Il inclut donc la culture, l'ensemble des organismes vivants qui interagissent avec, tels que les ravageurs ou les ennemis naturels, ainsi que les spécificités géographiques.

Diversité biologique : La diversité biologique peut être approchée par la variation de plusieurs caractéristiques comme la richesse spécifique (espèces), génétique, écosystémique ou fonctionnelle dans une zone donnée.

Contrôle biologique par conservation : stratégie qui consiste à favoriser le contrôle des ravageurs par leurs ennemis naturels (voir **section 2**)

Dans la suite de l'introduction, la question spécifique de la thèse sera posée dans le contexte du contrôle biologique par conservation (**section 2**). Nous présenterons, ensuite, les apports théoriques et les outils issus de l'écologie du paysage pour traiter de l'organisation spatiale (**section 3**). Nous poursuivrons avec une mise en contexte de l'approche choisie pour aborder le comportement de déplacement des prédateurs (**section 4**). Puis, nous parlerons de l'approche de modélisation et de son utilité pour comprendre les effets de l'organisation spatiale, ainsi que des choix de modélisation effectués (**section 5**). Nous terminerons par la présentation de l'approche générale et des objectifs de la thèse (**section 6**).

2. Contrôle biologique par conservation

2.1. Ravageurs « forever »

“Now here, you see, it takes all the running you can do, to keep the same place”⁴
Lewis Carroll

Depuis que les hommes font de l'agriculture, ils doivent composer avec de multiples organismes herbivores qui endommagent leurs cultures et qui prélèvent une partie de leurs récoltes. Or, il est rarement possible d'éradiquer ces espèces ravageuses (Myers et al., 1998; Myers et al., 2000) et de nouvelles espèces problématiques apparaissent régulièrement (Tabashnik, 1983; Hokkanen, 2000). Lutter contre les ravageurs a souvent été, et sera probablement encore longtemps, un enjeu majeur pour les agriculteurs. De la rotation des espèces cultivées à l'usage de jachères visant à perturber le cycle de développement du ravageur, en passant par l'usage d'espèces auxiliaires (introduction de prédateurs exotiques par exemple), à l'action directe sur la mortalité des ravageurs (pesticides), les stratégies employées pour le contrôle des ravageurs dans l'histoire sont nombreuses et diversifiées.

Suite à l'essor de l'industrie chimique après la 2nde guerre mondiale, l'usage des pesticides, très efficaces à court terme sur le contrôle des ravageurs, s'est répandu rapidement auprès des agriculteurs, jusqu'à devenir aujourd'hui la stratégie la plus communément utilisée (Bourguet et Guillemaud, 2016). Cependant, la mise en pratique de cette stratégie a eu plusieurs effets non désirés, sur la santé humaine (Bourguet et Guillemaud, 2016), mais également sur l'abondance des communautés d'arthropodes prédateurs bénéfiques à l'agriculture (Longley et al., 1997; Thomas et Jepson, 1997; Benton et al., 2002). L'émergence de limites à cette méthode, telle que la fréquence croissante d'apparition de résistances aux pesticides chez certains ravageurs (Barrès et al., 2016), questionne également sa pertinence sur le long terme. L'ensemble de ces effets négatifs a entraîné un regain d'intérêt pour des stratégies de contrôle moins nocives, utilisant plus intensivement les processus écologiques. En particulier, le contrôle biologique par conservation a reçu une attention croissante depuis 40 ans (Altieri et Letourneau, 1982; Jonsson et al., 2008; Begg et al., 2017).

La principale approche employée pour cette stratégie de contrôle des ravageurs consiste à ajouter - ou maintenir - dans les agrosystèmes des habitats distincts des cultures cibles. Les habitats considérés sont principalement des espèces végétales, disponibles spontanément dans la parcelle ou planifiés par l'agriculteur, qui auront la capacité de favoriser les ennemis naturels en leur procurant des abris ou des ressources alimentaires (Ratnadass et al., 2011). La manipulation des habitats dans le but d'augmenter les ennemis naturels dans les parcelles n'est pas une idée nouvelle. Dès 324 av. notre ère, on retrouve de telles pratiques dans des citronneraies en Chine, où les déplacements de fourmis *Oecophylla smaragdina* ont été favorisées par l'ajout de bambous entre les ramures des arbres dans le but de faciliter le contrôle biologique de chenilles et de coléoptères (Hajek, 2004). On peut tracer le début de l'intérêt des scientifiques occidentaux pour cette approche bien avant l'avènement des pesticides avec les écrits de Elton (1927, 1958) et de Root (1973). L'approche prend cependant de l'ampleur dans les années 1990-2000 (Andow, 1991; DeBach et Rosen, 1991; Pickett, 1998; Gurr et al., 2000; Hajek, 2004). Depuis, de nombreuses stratégies ont été explorées et certaines ont permis localement de mettre au point des systèmes de contrôle des ravageurs par conservation économiquement viables (Settle et al., 1996; Landis et al., 2008; Maas et al., 2013; Pywell et al., 2015). L'intérêt pour cette approche est toujours d'actualité, cependant son efficacité pour le contrôle des ravageurs est toujours fortement et

⁴ Extrait du livre « Through the Looking Glass ». Citation employée par Leigh Van Alen (1973) pour présenter l'hypothèse évolutive de la reine rouge. Cette hypothèse stipule que les espèces ne deviendraient pas plus adaptées à leur environnement au cours de leur million d'années d'existence, mais doivent au contraire s'adapter continuellement à un environnement toujours changeant.

fréquemment discutée (Chaplin-Kramer et al., 2011; Letourneau et al., 2011; Tscharncke et al., 2016; Begg et al., 2017; Karp et al., 2018) (**section 2.3 & 2.4.2**) et reste une approche minoritaire auprès des agriculteurs (Hajek, 2004; Begg et al., 2017).

2.2. Définition

Dans ce manuscrit, nous emploierons le terme de contrôle biologique par conservation (CBC) pour désigner l'emploi de leurs ennemis naturels contre les ravageurs. Plusieurs termes ont été employés par le passé pour désigner une telle stratégie mais j'ai choisi le terme relativement récent employé par (DeBach et Rosen, 1991; Landis et al., 2000; Eilenberg et al., 2001), qui a été largement repris depuis⁵ et est défini comme suit:

«Modification de l'environnement ou pratiques existantes ayant pour objectif la protection et la promotion de l'action d'ennemis naturels spécifiques, ou d'autres organismes, pour réduire les effets de ravageurs des cultures.»⁶

J'ai choisi de traduire le mot «enhance» par «promotion de l'action», masquant quelque peu le sens d'augmentation qui est sous-entendu potentiellement par ce mot. De cette manière, j'ai pu inclure également des stratégies ne passant pas seulement par l'augmentation ou le maintien du nombre de prédateurs. Landis et al. (2000) précisent qu'il s'agit de manipuler l'environnement pour améliorer la fécondité, la survie, la longévité et le comportement des ennemis naturels pour augmenter leur efficacité. Bien que ce soit souvent plutôt l'augmentation locale en abondance de prédateurs qui soit mise en avant (Andow, 1991; Chaplin-Kramer et al., 2011; Letourneau et al., 2011), nous verrons par la suite l'importance du comportement pour notre réflexion.

Le contrôle biologique par conservation s'inscrit dans les stratégies de gestion intégrée des ravageurs parmi les stratégies dites « de contrôle biologique », c'est-à-dire utilisant des organismes vivants (**Fig. I- 1**). A la différence des autres stratégies de contrôle biologique, le contrôle biologique par conservation peut s'appuyer sur l'ensemble des ennemis naturels, prédateurs, parasitoïdes ou pathogènes (Begg et al., 2017), pour peu qu'ils soient mobilisables dans les agrosystèmes sans que cela ne nécessite une introduction au préalable (**Encadré 1**).

⁵ 2469 articles citant «conservation biological control» en 2017 sur Web of knowledge, contre 47 pour « natural enemy conservation » et 211 pour «natural enemies» & «augmentation», termes concurrents cités par Eilenberg et al. (2001). Un autre terme assez est aussi relativement souvent employé (4459) « habitat management », mais ce dernier n'implique pas nécessairement l'usage de ennemis naturels.

⁶ Texte original : Modification of the environment or existing practices to protect and enhance specific natural enemies or other organisms to reduce the effect of pests

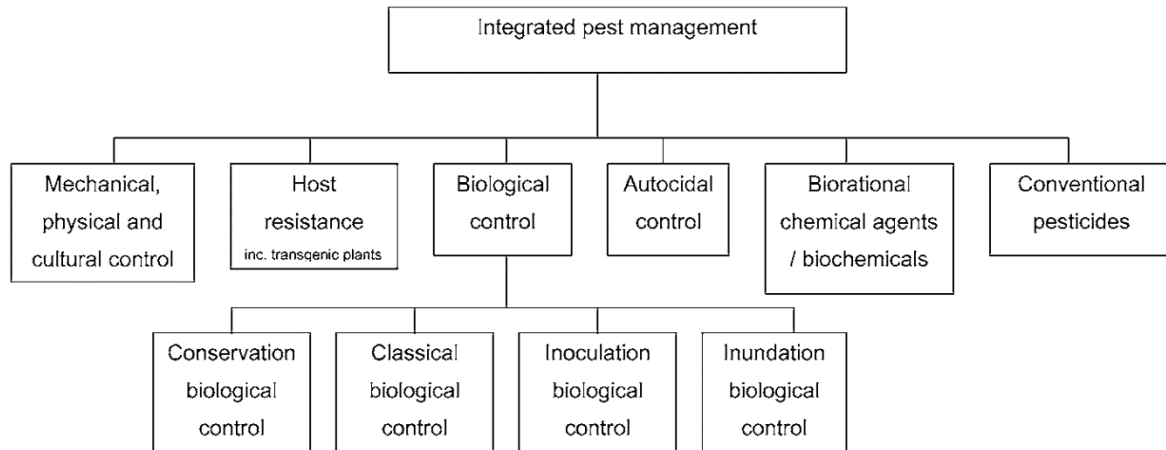


Fig. I- 1: Relation entre contrôle biologique par conservation et les autres stratégies de gestion intégrée des ravageurs (Eilenberg et al., 2001)

À l'origine, le contrôle biologique par conservation consistait surtout à protéger les ennemis naturels des effets délétères liés aux pesticides (Hajek, 2004). Il s'agissait globalement de réduire la quantité de pesticides en ne traitant que lorsque cela est nécessaire pour éviter une perte économique, mais aussi de choisir les pesticides les plus spécifiques possibles et de bien cibler la période de traitement. C'est plus récemment que des stratégies reposant sur la manipulation des habitats ont été théorisées pour tenter d'accroître l'impact des ennemis naturels sur les ravageurs (Gurr et al., 2000; Landis et al., 2000; Ratnadass et al., 2011), et c'est cette stratégie qui sera l'objet de notre intérêt par la suite.

2.3. Améliorer l'impact des ennemis naturels par la diversification végétale

Depuis que les scientifiques se sont emparés de ces questions, recherchant un lien entre diversité végétale, ennemis naturels et contrôle des ravageurs, plusieurs théories ont été décrites et examinées dans de nombreux livres et revues de littérature (Russell, 1989; Andow, 1991; Barbosa, 1998; Pickett, 1998; Landis et al., 2000; Hajek, 2004; Jonsson et al., 2008; Ratnadass et al., 2011; Tscharrntke et al., 2016; Begg et al., 2017).

L'hypothèse «enemies hypothesis », suggérée par Root (1973) postule originellement que les insectes herbivores seraient moins abondants dans des communautés de plantes diversifiées car leurs ennemis naturels sont plus abondants et diversifiés. Cette hypothèse se fonde sur le principe qu'une diversité en espèces végétales procure une diversité de ressources, réparties de manière hétérogène, qui servent alors de support à un plus grand nombre et une plus grande diversité d'espèce d'ennemis naturels (Russell, 1989). Cette hypothèse a reçu par la suite un soutien empirique mitigé (Russell, 1989; Andow, 1991). Si l'on combine les résultats de plusieurs études, il semble qu'il y ait effectivement moins d'herbivores et plus de prédateurs dans les agrosystèmes plus complexes ou diversifiés (Andow, 1991; Bianchi et al., 2006; Chaplin-Kramer et al., 2011; Letourneau et al., 2011). Cette hypothèse souffre, cependant, d'un certain nombre de contre-exemples (Ratnadass et al., 2011) et surtout d'un manque de résultats concrets pour le contrôle biologique : l'augmentation de la diversité en espèces végétales échoue souvent à limiter les ravageurs ciblés, ainsi que leurs dégâts sur les cultures (Poveda et al., 2008; Letourneau et al., 2011).

Plusieurs critiques de cette hypothèse ont été faites et trois d'entre elles sont fréquemment mises en avant. Certains auteurs stipulent la nécessité de définir plus clairement les espèces végétales intéressantes pour le contrôle biologique plutôt que de viser une diversité *per se* (Landis et al., 2000). Ces auteurs ont une approche plus ciblée sur les habitats des prédateurs qu'il s'agit de manipuler pour

un meilleur contrôle des ravageurs. Dans ce contexte, de nombreux travaux de recherche ont cherché à identifier les caractéristiques des habitats qui peuvent favoriser les ennemis naturels, ainsi que les mécanismes d'action de ces derniers sur le contrôle biologique. L'état des connaissances sur ces deux points est présenté dans le paragraphe suivant (**section 2.4**). Ensuite, d'autres travaux ont plutôt mis en avant un effet de l'organisation spatiale des habitats sur le contrôle biologique (Kruess et Tscharrntke, 1994b; Tscharrntke et al., 2007). Les connaissances sur ces effets d'organisation spatiale sont présentées dans la **section 2.5**. Enfin, d'autres auteurs s'interrogent sur notre capacité à établir des règles générales sur un ensemble aussi varié que les agrosystèmes (Andow, 1991; Poveda et al., 2008; Begg et al., 2017). La **section 2.6** aura donc pour objectif de répertorier les spécificités connues des agrosystèmes afin de pouvoir définir un contexte, pour le cas de la thèse, dans lequel certaines généralisations sont possibles.

2.4. Améliorer l'impact des ennemis naturels par la manipulation des habitats

2.4.1. Caractéristiques des habitats favorables aux ennemis naturels

Les habitats sont définis classiquement comme étant les ressources ou les conditions présentes dans un espace qui provoquent l'occupation par un organisme donné, permettant sa survie et sa reproduction (Hall et al., 1997). Bien que le terme « favorable » puisse être considéré comme redondant avec cette définition, nous l'utilisons ici pour cibler les habitats qui sont favorables aux ennemis naturels impliqués par une stratégie de contrôle biologique.

Les espèces végétales peuvent avoir différentes fonctions pour les ennemis naturels. Elles peuvent leur procurer des ressources trophiques ou non-trophiques (Ratnadass et al., 2011) (**Fig. I- 2**). Ces fonctions impliquent chacune des traits spécifiques chez les plantes (Gardarin et al., 2018). Les ressources trophiques mobilisables par les ennemis naturels, par exemple, impliqueront des traits différents chez les plantes selon si elles sont fournies directement, c'est-à-dire issues de leurs organes (nectar, pollen, graines ou feuilles), ou bien indirectement, c'est-à-dire issues d'organismes qu'elles abritent (proies ou miellat). Les ressources trophiques peuvent être, selon les plantes, plus ou moins attractives ou accessibles. Elles peuvent être fournies en qualité ou quantité variables et pendant des périodes plus ou moins longues et fréquentes. Les autres fonctions non-trophiques des habitats sont classiquement associées à un rôle d'abri contre les prédateurs, les conditions climatiques et les pressions anthropiques. Certains organes des plantes (pilosité, domaties, tiges creuses), ou leur architecture procurent des microclimats ou des abris qui peuvent avoir une fonction de refuge pour certains ennemis naturels. En définitive, les habitats favorables combinent généralement des fonctions d'abri et de ressources trophiques.

Les résidus des plantes sont moins souvent évoqués comme habitats favorables potentiels pour les ennemis naturels (Ratnadass et al., 2011). Pourtant, tout autant que les végétaux, ces derniers peuvent être le support de proies détritivores et également servir d'abris (Eitzinger et Traugott, 2011; Xu et al., 2015).

2.4.2. Mécanismes d'action des habitats favorables sur le contrôle biologique par conservation

Les habitats favorables peuvent avoir des impacts variés sur les ennemis naturels : ils peuvent améliorer leur survie, leur reproduction, promouvoir leur immigration dans les parcelles agricoles, mais également modifier leur comportement de manière à influencer leur efficacité pour le contrôle biologique par conservation (**Fig. I- 2**).

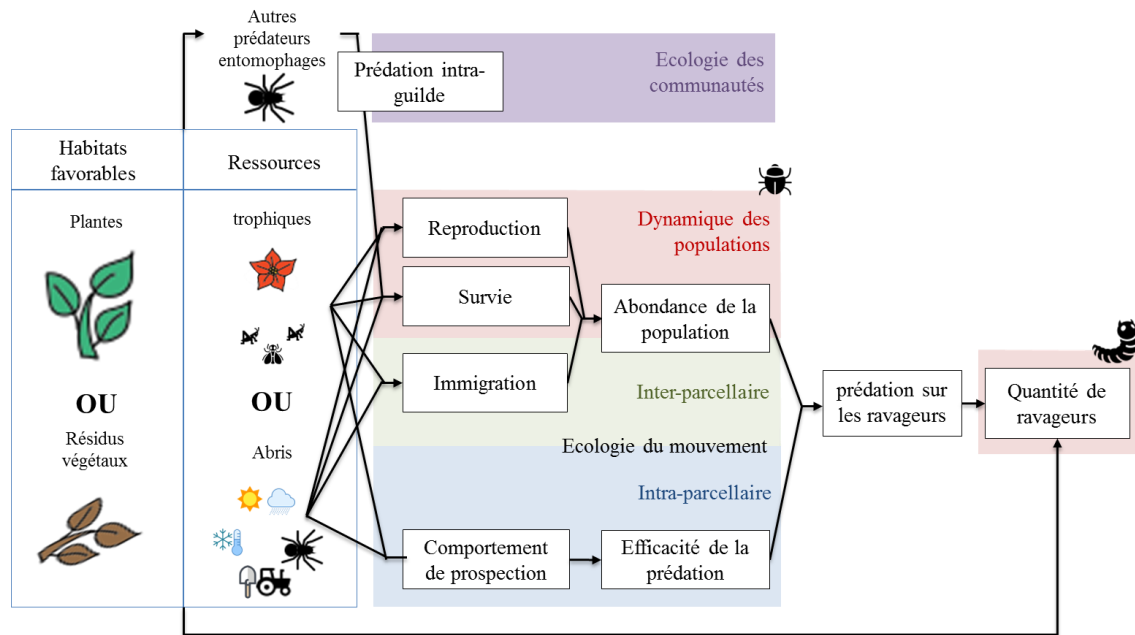


Fig. I- 2 : Leviers et mécanismes antagonistes reliant les fonctions des habitats favorables au contrôle biologique par conservation (CBC).

L'effet historique et couramment attendu dans les stratégies CBC est que ces habitats favorables vont soutenir une population plus importante d'ennemis naturels, en améliorant leur reproduction et leur survie dans les agrosystèmes (Root, 1973). Cet effet nécessite donc de mobiliser des approches basées sur la dynamique des populations d'ennemis naturels. Un des premiers leviers proposé par Holt (1977) est la théorie de la compétition apparente. Cette théorie prédit que des organismes qui partagent le même prédateur, par exemple les ravageurs et des proies alternatives, sont en compétition apparente : l'augmentation en proies alternatives dans les agrosystèmes, augmente l'abondance en prédateurs dans ces derniers, ce qui accentue en retour la prédation sur les ravageurs. Cette prédiction cible donc les ennemis naturels qui sont des prédateurs généralistes⁷ (= polyphages). Classiquement, la compétition apparente s'intéresse aux effets des proies alternatives sur la prédation exercée par les ennemis naturels entomophages. Elle pourrait également s'appliquer à l'augmentation en ressources trophiques végétales pour des prédateurs omnivores vrais, c'est-à-dire un organisme dont le régime alimentaire inclut des espèces animales et végétales (=omnivore) au cours d'un même stade développement. Cette théorie de compétition apparente est assez bien soutenue empiriquement mais dépend également des échelles spatio-temporelles ainsi que de la structure de la chaîne trophique en place (Holt et Lawton, 1994). Comme l'hypothèse «enemies hypothesis», cette théorie reste contingente du contexte agro-systémique, car d'autres mécanismes sont à l'œuvre simultanément. Elle donne, cependant, un cadre de réflexion quantifiable au contrôle biologique par conservation. D'autres stratégies de manipulation des habitats favorables visent également à augmenter l'abondance des ennemis naturels en permettant l'accessibilité permanente d'abris pour les ennemis naturels dans le but de favoriser leur survie durant des périodes de perturbations (hiver, récolte, etc.).

⁷ Dans ce manuscrit, le caractère généraliste ou spécialiste d'une espèce, si non précisé, fera référence à la flexibilité du régime alimentaire. Le régime alimentaire des ennemis naturels peut être très variable, en nombre d'espèces consommées (oligophage, polyphage) (Hassell et May, 1986) mais aussi nombre de proies bien distinctes, en terme de morphologie ou de composants chimiques par exemple (Loxdale et Harvey, 2016). Par simplification, nous considérons ceux qui consomment des espèces de familles différentes (« broad » et « composite generalist ») comme généralistes et les autres (« broad » et « narrow specialist») comme spécialistes (Loxdale et Harvey, 2016).

Le rôle du comportement des ennemis naturels est mentionné plus tardivement dans les stratégies de contrôle biologique par conservation (Russell, 1989; Landis et al., 2000), mais a reçu un intérêt significatif depuis (Rand et al., 2006; Schellhorn et al., 2014). Plusieurs comportements peuvent influencer le CBC, comme le comportement de déplacement des ennemis naturels ou bien le comportement de prédation en lui-même (King et al., 2010; Malagnoux et al., 2015). Par la suite, nous nous sommes focalisés sur le comportement de déplacement qui est a priori le comportement le plus affecté par les habitats. Schellhorn et al. (2014) soulignent l'importance de prendre en compte la balance entre l'immigration et l'émigration des ennemis naturels au sein des parcelles agricoles dans les mécanismes explicatifs de l'abondance locale. Les habitats semi-naturels dans les agrosystèmes sont souvent vus comme des « sources » d'immigration potentielles d'ennemis naturels dans la parcelle, à la suite de perturbations anthropiques ou hivernales, mais peuvent également agir comme des « puits », en attirant les ennemis naturels hors de la parcelle (Rand et al., 2006). Ces déplacements entre les zones cultivées et les zones non cultivées, mentionnés en tant que « spillover effect » dans la littérature (Tscharntke et al., 2007), peuvent être issus d'une variété de processus biologiques, associés à différents types de mouvements, selon les modes et la vitesse de déplacement des ennemis naturels considérés. Ces mouvements peuvent être des mouvements liés spécifiquement à la dispersion, définie comme étant un mouvement qui contribue aux flux de gènes dans l'espace (Clobert et al., 2012), comme par exemple des mouvements rectilignes permettant un déplacement net efficace (Van Dyck et Baguette, 2005a). Ils peuvent aussi être simplement associés à des mouvements de routine, comme des mouvements de prospection pour la nourriture (Van Dyck et Baguette, 2005a). Le fait que les mouvements d'immigration appartiennent à la catégorie dispersion ou non, dépend de l'échelle à laquelle on définit les populations pour cette espèce, et donc la dispersion (mouvement entre populations).

Selon la littérature, l'augmentation de l'abondance des ennemis naturels dans les agrosystèmes ou dans les parcelles diversifiées ne suffit pas toujours à limiter les ravageurs (Chaplin-Kramer et al., 2011; Letourneau et al., 2011). Il faut, en effet, augmenter les bons ennemis naturels, c'est-à-dire ceux capables de physiquement capturer les ravageurs, mais également que ces ennemis soient efficaces à capturer les ravageurs (**Fig. I- 2**). On peut faire l'hypothèse que ce sont les comportements de prospection de nourriture qui vont déterminer l'efficacité de la prédation dans la parcelle. Ce sont donc principalement les habitats favorables placés à proximité ou au sein des cultures qui seront important à considérer. Les ressources trophiques, par exemple, vont attirer les ennemis naturels à proximité d'elles. Les conséquences de cette attraction peuvent être tantôt un levier pour le CBC, tantôt un mécanisme antagoniste (Prasad et Snyder, 2006). Si ces ressources ne sont pas substituables aux ravageurs (complémentaires), par exemple les ressources florales pour les parasitoïdes (Jonsson et al., 2009), alors elles ne seront pas une source de diversion des ravageurs (Symondson et al., 2002). A l'inverse, les ressources substituables (supplémentaires) auront des effets variables sur le comportement, qui pourront être bénéfiques ou néfastes pour le contrôle biologique. L'augmentation de proies alternatives dans les habitats favorables, si elle peut permettre de maintenir des ennemis naturels généralistes dans l'agrosystème, peut également détourner ces mêmes prédateurs des ravageurs. Les abris pourront eux aussi avoir un effet d'attraction mais, puisqu'ils n'ont pas la même fonction sur les prédateurs, il est moins probable qu'ils soient une source de diversion des ravageurs. Au contraire, ils peuvent servir de corridors et permettre le bon déplacement des ennemis naturels entre les parcelles ou à l'intérieur de celles-ci. Malgré des efforts de recherche conséquents pour documenter les déplacements des ennemis naturels, les connaissances restent limitées par la diversité des modes de déplacement et la difficulté à suivre des individus de petite taille, en particulier pour les arthropodes entomophages (Kissling et al., 2014; Schellhorn et al., 2014).

Comme nous avons pu le voir avec le comportement de prospection, la présence d'habitats favorables peut avoir des effets néfastes sur le CBC. D'autres mécanismes antagonistes peuvent également complexifier les effets des habitats favorables (**Fig. I-2**). Tout d'abord, les ravageurs peuvent être tout autant impactés par les habitats favorables qui sont mobilisés pour les prédateurs. Par exemple, certains assemblages de plantes favorisent les ennemis naturels alors que d'autres, notamment certaines plantes exotiques, sont un réservoir de ravageurs (Macfadyen et al., 2015; Parry et al., 2015). Enfin, la composition des populations d'ennemis naturels qui sont augmentées sera également importante (Tylianakis et Romo, 2010). Par exemple, une trop forte prédation intra-gilde, pourrait augmenter la prédation d'un ennemi naturel et limiterait ainsi l'impact de cet ennemi naturel sur le ravageur (Vance-Chalcraft et al., 2007; Davey et al., 2013; Martin et al., 2013).

2.5. Manipuler l'organisation spatiale des habitats favorables

L'ensemble des mécanismes que nous venons de décrire peut être influencé par l'organisation spatiale des habitats favorables. Ces mécanismes dépendent, en effet, de la quantité d'habitats favorables disponibles dans les agrosystèmes mais pas seulement. Il faut, d'une part, que ces habitats soient présents à la bonne échelle spatiale pour qu'ils aient un impact sur la prédation des ravageurs (Landis et al., 2000). L'échelle spatiale qu'il faut considérer (alentours de la plante cultivée, la parcelle ou le paysage ; cf. définition **section 3.2.1**) diffère selon le processus mobilisé (dynamique de population, immigration-émigration, comportement de prospection) et les caractéristiques de l'ennemi naturel considéré (vitesse, mode de déplacement, écologie ; cf. **section 2.6**). Un exemple édifiant de ces différences d'échelle a été mis en évidence par Huffaker (1958), qui a montré les effets de quantité et de structure des ressources à l'échelle de quelques oranges sur la prédation d'acariens par d'autres acariens prédateurs. Des différences de qualité des habitats dans les agrosystèmes peuvent, d'autre part, affecter certains processus comme des effets de densité-dépendance qui vont promouvoir ou non la dispersion de certains organismes (Baguette et al., 2011). Enfin, des effets purement structurels de l'organisation des habitats favorables peuvent également intervenir. Par exemple, la connectivité des habitats, c'est à dire la capacité structurelle à faciliter ou empêcher le déplacement des animaux (Belisle, 2005; Stevens et al., 2010), ne dépend pas uniquement de la quantité d'habitats mais peut influencer le CBC (voir **section 3.2.3**).

En raison de l'intérêt précoce de l'écologie du paysage pour la compréhension des processus spatiaux, une grande attention a été portée sur l'effet de l'organisation spatiale des habitats dans les paysages (cf. **section 3**). En particulier, les effets de la quantité et de la structure des habitats semi-naturels dans les paysages agricoles ont été fréquemment considérés (Chaplin-Kramer et al., 2011). Pour beaucoup d'auteurs, ces habitats semi-naturels attestent de la complexité des paysages agricoles (Thies et Tschardtke, 1999; Chaplin-Kramer et al., 2011), qui serait elle-même associée à une plus grande diversité et abondance d'ennemis naturels dans les parcelles (Bianchi et al., 2006; Chaplin-Kramer et al., 2011). Cette hypothèse a des similitudes avec l'hypothèse « enemies hypothesis », transférée à l'échelle du paysage et intégrant un effet de l'organisation spatiale. Elle se base principalement sur la théorie des îles de la biogéographie qui prédit que l'importance relative des ennemis naturels pour le CBC augmenterait avec la quantité des habitats, mais y ajoute une dimension structurelle, en prédisant que l'importance relative des ennemis naturels diminuerait avec l'isolation de leurs habitats (Macarthur et Wilson, 1967; Thies et Tschardtke, 1999). Bien que cette théorie ait été critiquée depuis (Turner et al., 2001; Fahrig, 2003; Collinge et Forman, 2009; Tschardtke et al., 2012), elle a permis de montrer à plusieurs reprises des effets de la fragmentation des habitats sur la distribution des populations d'arthropodes (With et King, 1999; Perovic et al., 2010; Haddad et al., 2015; Dominik et al., 2018). A l'échelle du paysage, les écologues ont principalement cherché comment les organisations des habitats pouvaient expliquer l'abondance locale des ennemis naturels en se basant sur des mécanismes ayant lieu

à des échelles spatiales et temporelles relativement larges (Tscharntke et al., 2007), tels que la dynamique des populations, la balance de l'immigration et l'émigration dans les parcelles, la dispersion ou la migration (Turner et al., 2001; Arrignon et al., 2007; Holland et al., 2009; Bianchi et al., 2010; Schellhorn et al., 2015) (**Fig. I- 2**). Aux alentours de la parcelle, par exemple, un paramètre explicatif de l'abondance des ennemis naturels dans les parcelles qui semble ressortir des modèles ou des expériences est la distance aux habitats semi-naturels (Collins et al., 2002; Bianchi et al., 2010; Segoli et Rosenheim, 2012). Cependant, la présence d'habitats favorables à proximité des cultures peut avoir également un effet néfaste si elle provoque l'émigration des ennemis naturels présents dans les parcelles autour de ces habitats (« spillover effect ») (Rand et al., 2006; Schellhorn et al., 2014).

On trouve de nombreuses études qui s'intéressent à l'effet de la diversification des habitats à l'intérieur des parcelles agricoles sur les ennemis naturels (Letourneau et al., 2011), mais l'effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats sur le comportement de prospection des ennemis naturels – et son influence en retour sur le CBC - est plus rarement évalué. Des expériences évaluant l'effet de l'organisation spatiale des habitats sur le mouvement des carabes ont été considérées mais elles se placent plutôt dans une perspective d'étude de la dispersion de l'espèce dans les paysages (Goodwin et Fahrig, 2002; Morales et Ellner, 2002; Westerberg et al., 2005; Randlkofer et al., 2010). Des expériences s'intéressent à l'effet de l'organisation spatiale sur le comportement de prospection des ennemis naturels mais c'est la distribution spatiale des proies qui est observée plutôt que l'effet des habitats (Smith, 1974; Kareiva et Odell, 1987; Bianchi et al., 2009a; Valeix et al., 2009; Bianchi et al., 2010). A notre connaissance, seul un modèle a été construit à l'échelle de la parcelle pour examiner comment l'organisation spatiale des habitats favorables, en plus de la culture, affectait l'efficacité du comportement de prédation (Corbett et Plant, 1993). Dans ce modèle, la présence de bandes d'habitats favorables aux ennemis naturels au sein des parcelles cultivées agit soit comme une source d'ennemis naturels si les bandes d'habitats sont implantées avant la germination de la culture, et comme un puits si elles sont implantées simultanément.

2.6. Ajustement des stratégies de contrôle biologique aux spécificités des agrosystèmes

Les dispositifs de diversification des agrosystèmes ou de manipulation des habitats qui ont été concrètement développés l'ont été pour des agrosystèmes spécifiques. En effet, les contraintes de manipulation des habitats fluctuent fortement entre les agrosystèmes, c'est-à-dire entre les différentes cultures, les différentes conditions abiotiques et les différents types d'ennemis naturels qui y sont présents.

Dans les cultures pérennes (ou semi-pérennes), et d'autant plus si elles forment une strate arbustive, il est possible d'implanter des couverts végétaux sur une importante surface de sol. En culture annuelle, au contraire, cette surface est conservée en grande majorité pour assurer un niveau de rendement convenable. Ainsi, pour les plantes pérennes en climat tempéré ce sont plutôt les couverts végétaux, végétation dense entre des rangées d'arbres, qui sont envisagés. Par exemple, dans des citronneraies australiennes, établir la plante fleurie *Chloris gayana* durant la saison des fruits permet de fournir une ressource alternative de pollen aux acariens prédateurs et de limiter significativement les dégâts d'acariens ravageurs (Landis et al., 2000). Dans les climats tropicaux, comme au Costa Rica, on trouve des situations plus intermédiaires avec les systèmes agroforestiers (Poeydebat et al., 2017). Ces derniers sont des systèmes de culture traditionnels diversifiés mêlant des plantes pérennes ou semi-pérennes (bananiers, arbres cultivés ou d'anciennes forêts) avec des plantes au sol (médicinales, alimentaires ou adventices).

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GENERALE

L'agriculture s'est développée à la surface du globe dans des conditions pédologiques et climatiques très variées qui vont conditionner sa pratique. Dans les climats tempérés, la présence d'un hiver relativement froid et long est un facteur clef pour le contrôle biologique (Corbett et Plant, 1993). Durant cette période, les ennemis naturels sont fortement fragilisés, et ceci d'autant plus si les parcelles sont laissées à nu, comme dans les cultures annuelles en agriculture conventionnelle (Landis et al., 2000). Dans ces conditions, les techniques d'implantation de végétaux durant cette période pourront être cruciales pour maintenir une population d'ennemis naturels qui puisse être réactive lors de l'infestation des ravageurs au printemps. Des refuges pour les coléoptères (« beetle banks ») constitués de bandes de végétation ont été intégrés dans des champs de céréales dans le nord de l'Europe (Collins et al., 2002; Hajek, 2004) et permettent de maintenir les coléoptères dans les parcelles toute l'année, période hivernale comprise.

Par ailleurs, les ennemis naturels mobilisables pour le contrôle biologique forment un groupe d'organismes vivants très hétérogène, incluant des taxons, des modes d'interactions avec les ravageurs, des modes de déplacements ainsi que des types de régimes alimentaires très variés. Une majorité des études porte sur les arthropodes entomophages, mais d'autres organismes entomophages peuvent être ciblés comme les oiseaux (Railsback et Johnson, 2014; Garcia et al., 2018), les chauves-souris (Maas et al., 2013), les amphibiens (Hocking et Babbitt, 2014) ou les lézards (Monagan et al., 2017). Parmi les arthropodes entomophages, on trouve des prédateurs, qui capturent et consomment directement leurs proies, et des parasitoïdes, qui parasitent le corps d'insectes. Chacun de ces organismes possède des traits distincts d'interaction avec les ravageurs et avec les habitats favorables, ce qui peut influencer leurs réponses à la manipulation des habitats. Ces ennemis naturels peuvent également avoir des modes et des vitesses de déplacement très variés qui vont fortement impacter leurs rapports aux habitats favorables et aux cultures. Des espèces aériennes, dont les déplacements instantanés sont de l'ordre du m.s^{-1} (Osborne et al., 1999; Bomphrey et al., 2005; Deiters et al., 2016), n'auront pas les mêmes contraintes que les espèces terrestres, dont les déplacements sont de l'ordre du cm.s^{-1} (Lamb, 1975; Casas et al., 2008; Hurlbert et al., 2008). Un des autres traits fonctionnels clefs des prédateurs qui ressort de la théorie et des méta-analyses (Polis et al., 1997; Bianchi et al., 2009a; Chaplin-Kramer et al., 2011) est le type de régime alimentaire. Les espèces spécialistes sont souvent estimées plus efficaces que les généralistes pour réduire les dommages causés par les ravageurs (Symondson et al., 2002). Non seulement ces espèces ne sont pas détournées par d'autres proies et sont adaptées à trouver et consommer les ravageurs ciblés (Symondson et al., 2002), mais elles peuvent également réduire de manière plus conséquente et proportionnelle les ravageurs lors d'un pic d'infestation (Snyder et Ives, 2003). A l'inverse, la forte dépendance des espèces spécialistes à la quantité de ravageurs va rendre leur maintien dans les agrosystèmes très difficile, surtout si les plantes cultivées ne tolèrent qu'un seuil très bas d'infestation de ravageurs (Symondson et al., 2002). De plus, la possibilité de maintenir en permanence des prédateurs généralistes dans les agrosystèmes rend possible leur intervention dès le début d'une infestation de ravageurs, ce qui est un atout majeur pour la gestion de l'infestation. Une intervention suffisamment précoce pourrait dans certains cas permettre d'enrayer l'installation des ravageurs dans une parcelle. C'est pourquoi, malgré la difficulté d'utilisation des prédateurs généralistes, ils continuent à être un sujet important de la recherche sur le contrôle biologique.

2.7. Cas de la thèse

Bien que la possibilité d'une diversion des prédateurs généralistes par les habitats favorables ait été souvent mentionnée, les mécanismes spatiaux influant cette diversion ont été peu souvent abordés (mais voir Corbett et Plant, 1993). L'hypothèse de cette thèse est que la réponse des ennemis naturels à l'ajout - ou au maintien - d'habitats favorables peut être influencée par l'organisation spatiale de ces habitats au sein des parcelles agricoles (cf. **section 3.2.1**). Plus précisément, nous cherchons à mieux comprendre comment cette organisation spatiale peut affecter le comportement de prospection des ennemis naturels pour la nourriture, et par conséquent leur capacité à capturer ou non les ravageurs des cultures.

Dans cette thèse, nous avons donc choisi de nous intéresser à un type spécifique d'agrosystème dans le but de mieux comprendre les mécanismes pouvant altérer les effets des stratégies d'ajout ou de maintien d'habitat favorables sur le CBC. Nous avons donc intentionnellement choisi un type d'agrosystème pour lequel nous avons des raisons de penser que l'organisation spatiale intra-parcellaire pouvait jouer un rôle mais également pour lequel cette gestion de l'organisation pouvait être mobilisable par les agriculteurs. La portée de la thèse n'est donc pas de déterminer si l'organisation spatiale peut être un levier pour le contrôle biologique par conservation en général, mais si elle peut être intéressante à considérer dans ce cas spécifique. Les mécanismes mis en évidence dans ce travail pourront, cependant, permettre une réflexion plus générale sur la place de l'organisation spatiale dans ces stratégies.

L'agrosystème que nous avons ciblé est celui des plantes pérennes ou semi-pérennes dans lequel il est possible d'implanter un habitat favorable à l'intérieur de la parcelle entre les plantes cultivées. Nous avons également choisi de nous intéresser en particulier aux prédateurs généralistes puisqu'ils ont l'avantage de pouvoir être présents dans la parcelle en l'absence de ravageurs, et donc de pouvoir agir au plus tôt sur une large gamme de ravageurs.

Ce type d'agrosystème sera étudié dans cette thèse au travers d'un exemple, celui du dermaptère *Euborellia caraibea* (Hebard), prédateur généraliste dans les bananeraies de la Martinique (cf. **chap. 2**). Le mode de déplacement terrestre et la vitesse a priori intermédiaire de cette espèce en font un modèle intéressant pour étudier ses déplacements de prospection à l'intérieur des bananeraies. De plus, cette espèce est un prédateur opportuniste du charançon du bananier, *Cosmopolites sordidus* (Germar), ravageur important des bananiers. Certains auteurs (Gold et al., 2001) considèrent que le stade « œuf » de ce ravageur, déposé notamment à la base du pseudo-tronc des bananiers, serait le stade le plus vulnérable à la plus large gamme de prédateurs. Dans ce manuscrit nous nous sommes donc affranchis, sous certaines réserves, du comportement du ravageur pour n'étudier que le comportement du prédateur et sa capacité à capturer ou non les œufs immobiles des charançons.

3. Les apports de l'écologie du paysage pour l'étude de l'organisation spatiale

3.1. Les patrons spatiaux et l'échelle du paysage.

Dans cette thèse, nous nous sommes appuyés sur la discipline de l'écologie du paysage pour appréhender les effets de l'organisation spatiale des habitats favorables sur le contrôle biologique par conservation. En effet, cette discipline s'intéresse à l'interaction entre les patrons spatiaux et les processus écologiques, c'est-à-dire les causes et les conséquences de l'hétérogénéité spatiale à travers une série d'échelles (Turner et al., 2001). En essor dans les années 80 aux États-Unis, elle trouve ses racines en Europe dans la biogéographie et l'écologie théorique. Cet enracinement, ainsi que l'émergence de problématiques de gestion de l'environnement à de larges échelles, ont eu une influence notable sur le choix des échelles d'étude en écologie du paysage. Ainsi, ces échelles étaient souvent bien plus larges que celles traditionnellement choisies en agronomie. Le paysage a d'ailleurs été défini, dans un premier temps, comme faisant référence à la surface terrestre et aux habitats qui lui sont associés sur des étendues de quelques hectares à plusieurs kilomètres carrés (Turner, 1989) (**Fig. I- 3 ; Encadré 2**).

Néanmoins, l'écologie du paysage ne se résume pas uniquement à l'étude des processus spatiaux à de larges échelles spatiales ou temporelles. Assez rapidement, cette discipline se distingue des autres approches en écologie par l'importance qu'elle accorde à la dimension spatiale dans les processus écologiques. Ainsi, l'écologie du paysage a permis de développer un certain nombre d'outils, concepts ou métriques descriptives qui permettent d'étudier les processus spatiaux, et ceci indépendamment des échelles spatiales considérées. L'étendue des surfaces étudiées devient alors secondaire et le paysage est alors défini plutôt comme un espace qui est hétérogène pour au moins un facteur (Turner et al., 2001). C'est pourquoi, dans cette thèse, nous avons considéré que les concepts et les outils, développés à de plus larges échelles, pouvaient être mobilisés pour l'étude de processus à des échelles beaucoup plus fines comme le déplacement de prospection des ennemis naturels dans les parcelles.

3.2. Les outils de l'écologie du paysage

La section ci-dessous n'est pas une revue de littérature exhaustive, mais un focus sur les concepts et les outils que nous avons mobilisés pour la thèse.

3.2.1. La notion d'échelle

L'écologie du paysage a ainsi développé une réflexion précise autour de la notion d'échelle. L'échelle est définie comme étant la dimension spatiale ou temporelle d'un objet ou d'un processus, caractérisé par un grain et une étendue (Turner 2001), le grain représentant le plus fin niveau de résolution spatiale (ou temporelle) au sein d'un jeu de données. Cette notion invite à définir la bonne échelle pour chaque processus ou objet d'étude. En effet, l'échelle à laquelle on considère un patron spatial peut fortement modifier la manière dont le patron influence un processus écologique donné. Il a été montré, par exemple, que la diversification dans des petites parcelles avait un effet négatif plus conséquent sur les insectes herbivores que dans des parcelles plus grandes (Bommarco et Banks, 2003). Une autre étude a montré l'importance du choix de l'échelle de mesure lorsqu'on cherche à évaluer l'effet de la quantité d'un habitat sur l'abondance d'une espèce (Jackson et Fahrig, 2015). Dans cette thèse, notre approche a été de se focaliser sur l'étude de l'organisation spatiale des habitats dans une parcelle agricole. Contrairement à certaines approches en écologie du paysage qui cherchent à démêler les causes d'une hétérogénéité donnée dans un paysage (Wiens, 1976) et qui suggèrent donc de se concentrer sur une échelle pertinente pour un organisme candidat, nous cherchons à comprendre si la parcelle agricole est une étendue pertinente pour étudier l'effet de l'organisation spatiale des habitats favorables sur la prospection des arthropodes prédateurs terrestres et généraliste. En effet, les questions de contrôle biologique imposent de considérer une échelle qui correspond au processus de production agricole et au processus écologique étudié. Les parcelles agricoles peuvent avoir des étendues variées (Segoli et

Rosenheim, 2012), mais nous la fixons dans un premier temps à une aire de quelque hectares, comme on peut trouver dans des paysages avec une agriculture intensive intermédiaire (**Fig. I- 3** ; **Encadré 2**).

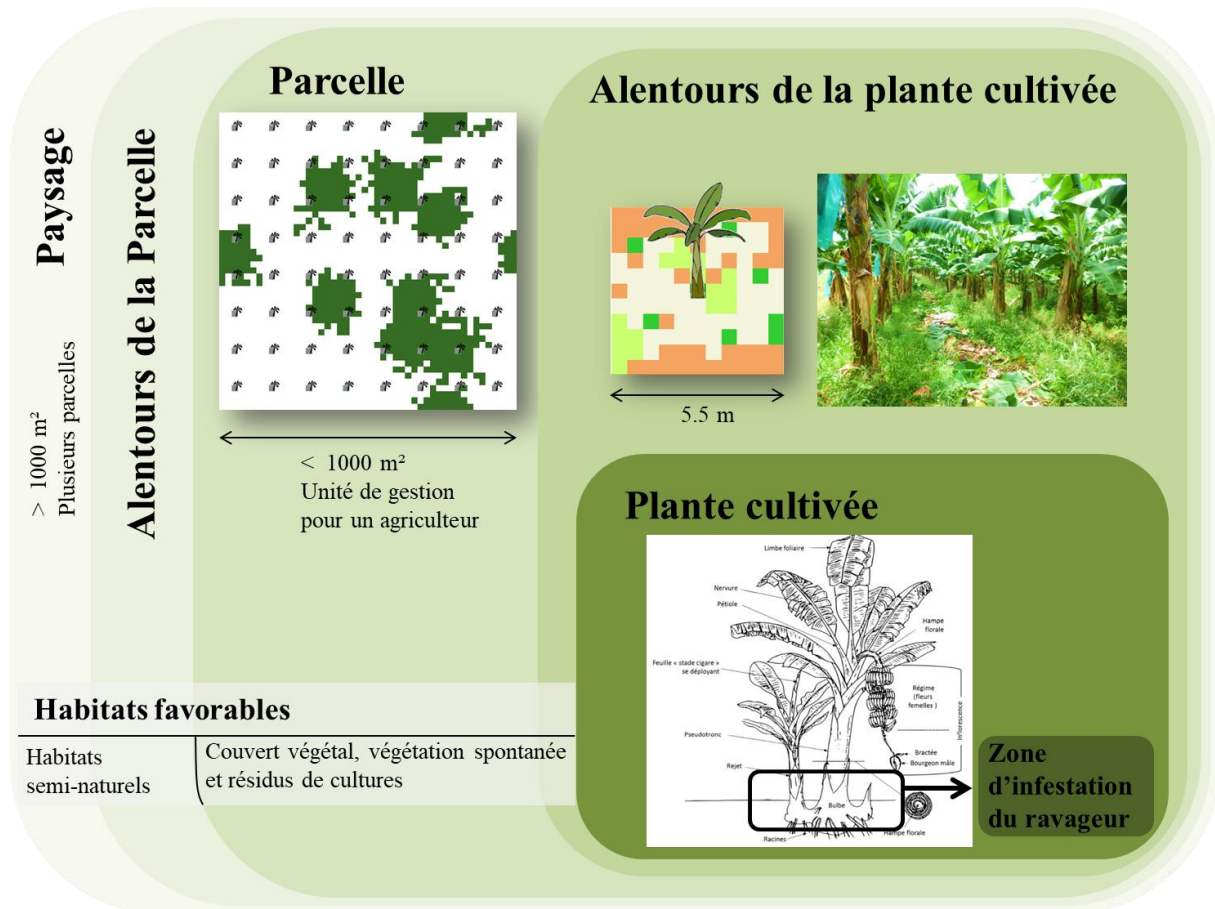


Fig. I- 3 : Classification des niveaux d'organisation pertinents pour la production agricole. Les ordres de grandeur des étendues sont donnés pour les niveaux d'organisation qui seront mobilisés dans la suite du manuscrit. Les illustrations font référence au cas de la thèse, c'est-à-dire la production de bananes (cf. **chap. 2). (Sources dessins : C. Poeydebat, photo : I. Abu Baker).**

3.2.2. Paradigme de l'habitat-matrice

Un paradigme fondateur de l'écologie du paysage qui émerge de la théorie des îles de la biogéographie (Macarthur et Wilson, 1967) est le paradigme de l'habitat-matrice qui divise un espace donné en seulement deux types d'occupation du sol, l'habitat, où toutes les ressources sont trouvées, et la matrice qui est inhospitalière (Fahrig et al., 2011). Dans cette thèse, nous avons mobilisé ce paradigme pour explorer les effets de l'organisation spatiale des habitats favorables au niveau de la parcelle agricole, où l'habitat défavorable (ex : le sol nu) est vu comme la matrice (cf. **chap. 3**). Les effets de cette simplification seront testés à travers la réalisation de plusieurs expériences (cf. **chap. 2** et **chap. 4**) et discutés à la fin du manuscrit (**chap. 5**).

3.2.3. Hétérogénéité de composition et de configuration

Un présupposé primordial de l'écologie du paysage est que l'hétérogénéité spatiale des occupations du sol affecte les écosystèmes (Wiens, 2002). Qualifier et quantifier cette hétérogénéité spatiale a donc été une des activités principale de cette discipline. Fahrig et al. (2011) ont proposé une distinction entre deux type d'hétérogénéité : l'hétérogénéité de composition, qui inclut le nombre et la proportion des différentes occupations des sols, et l'hétérogénéité de configuration, qui inclut l'organisation spatiale de ces occupations (**Fig. I- 4**). Cette distinction entre les effets de proportion et de structure est cruciale lorsqu'on s'intéresse à l'effet d'un patron spatial sur un processus. Pour comprendre la diversité en espèce dans les paysages, par exemple, de nombreuses études ont confondu les effets de la quantité d'habitats et de leur fragmentation (cf. **section 3.2.4**), en évaluant la fragmentation par la taille des patches (unités spatiales continues pour un habitat) par exemple (Fahrig, 2003). Il est très fréquent de trouver dans les patrons spatiaux une corrélation entre la quantité et la fragmentation des habitats. La perte d'habitats étant souvent associée à une perte de diversité, cette corrélation peut amener à une surestimation de l'effet de la fragmentation (Fahrig, 2003). Pour déterminer si l'organisation spatiale des habitats favorables dans la parcelle agricole peut être un levier pour les agriculteurs, il sera essentiel de distinguer l'effet de configuration de celui de la quantité d'habitats favorables sur le déplacement des prédateurs.

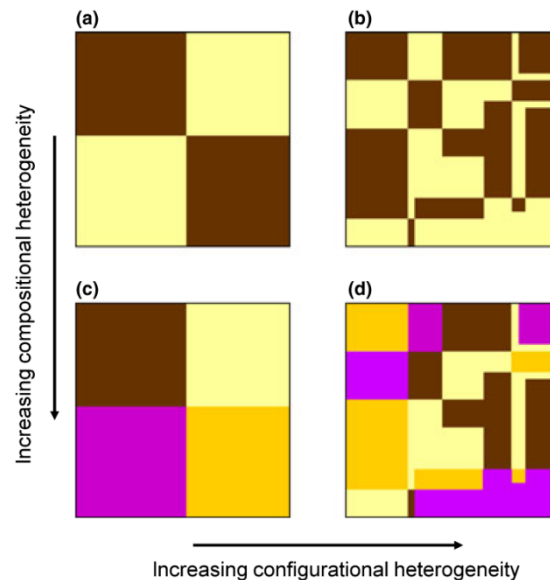


Fig. I- 4 : illustration des deux axes majeurs d'hétérogénéité spatiale : l'hétérogénéité de composition et l'hétérogénéité de configuration (Fahrig et al., 2011).

Nous avons considéré, dans cette thèse, une hétérogénéité de composition proche réduite aux habitats favorables aux prédateurs (ex : culture, végétation ou résidus de culture) et aux habitats défavorables (ex : sol nu). Par la suite, l'hétérogénéité de composition sera donc représentée uniquement par la proportion d'habitats favorables.

3.2.4. Concept et métriques pour quantifier l'organisation spatiale

Les premiers concepts mobilisés par les écologues du paysage pour quantifier l'organisation spatiale sont la taille et l'isolement des patches qui dérivent de la théorie des îles de la biogéographie. Ces concepts ont montré leur importance pour expliquer la distribution de nombreuses espèces animales (Freemark et Merriam, 1986; Turner et al., 2001; Hunter, 2002), mais ont également montré certaines limites, notamment pour leur incapacité à distinguer entre les effets de quantité d'habitat et l'effet de configuration des habitats (Fahrig, 2003). D'autres concepts ont été depuis adoptés, en particulier la

fragmentation des habitats (Collinge et Forman, 2009), très souvent négativement corrélée à leur connectivité (Kindlmann et Burel, 2008). Dans ce manuscrit, nous avons également utilisé le concept d'agrégation des habitats qui s'oppose aussi à la fragmentation et que l'on distinguera de la connectivité par le fait que les habitats sont rassemblés en patches plus larges et rassemblés sur eux-mêmes (cf. définitions **Encadré 1** et **Fig. I-5**). La fragmentation, l'agrégation et la connectivité des habitats peuvent impacter différents processus écologiques comme les déplacements des individus ou la dynamique des populations. Une meilleure connectivité des habitats peut permettre, par exemple, un meilleur déplacement des organismes (Petit et Burel, 1998; Randlkofer et al., 2010). La fragmentation peut également affecter la quantité de ressources disponibles dans les patches d'habitats, ce qui pourra affecter en retour la dynamique des populations au sein de ces patches (Henle et al., 2004). Par ailleurs, ces trois concepts impliquent potentiellement des longueurs d'interface distinctes entre l'habitat considéré et un éventuel autre habitat, avec par exemple des interfaces plus longues pour un habitat fragmenté (**Fig. I-5**). De nombreuses études ont montré que ces interfaces peuvent engendrer des patrons de distribution des espèces particuliers, car elles sont sujettes à des mécanismes spécifiques tels que des flux écologiques (déplacement de matières, d'organismes ou d'énergie) ou l'accès à des ressources spatialement séparées (Ries et al., 2004).

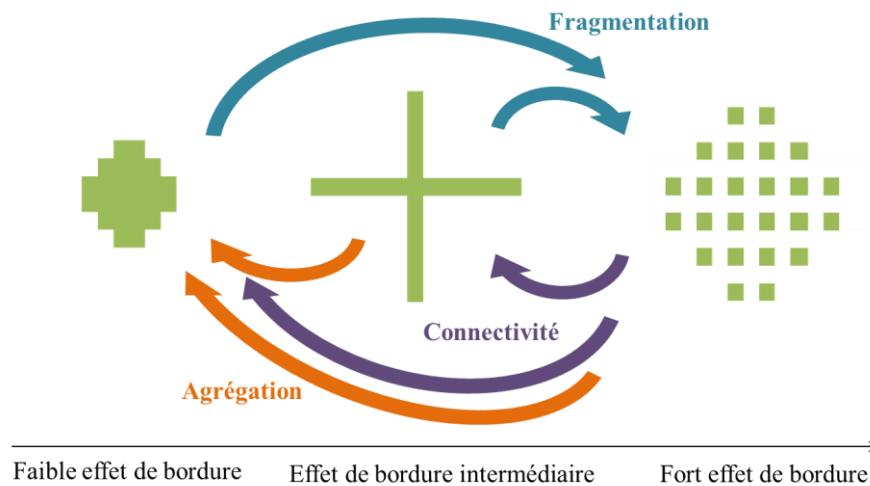


Fig. I-5 : Différence entre les concepts de fragmentation, de connectivité et d'agrégation d'un habitat (en vert) selon un gradient de longueurs de bordures avec un autre habitat (ou matrice, en blanc). L'habitat principal est représenté en vert, alors que l'autre (par exemple la matrice) est en blanc.

En parallèle de ces concepts, les écologues ont développés un grand nombre de métriques pour pouvoir quantifier l'organisation spatiale dans les paysages réels ou fictifs (Wang et al., 2014). Une technique classique pour déterminer l'effet des patrons spatiaux sur un processus localisé, comme l'abondance d'une espèce en un point spatial donné, est de quantifier la quantité d'habitats dans un cercle à une distance fixe de ce point (« buffer »). Cette mesure à l'avantage de permettre d'identifier, en faisant varier la distance à ce point, l'échelle à laquelle la quantité d'habitat impacte le processus (Boccaccio et Petacchi, 2009; Monteiro et al., 2013; Aviron et al., 2016). Une autre mesure couramment utilisée pour évaluer l'isolement d'un patch, ou la fragmentation, est la distance de la zone d'échantillonnage à un habitat cible le plus proche (Gras et al., 2016). Ces mesures centrés sur un point échantillonnage ne permettent, par contre, ni de qualifier le caractère connecté, fragmenté ou agrégé d'un espace donné, ni de distinguer l'effet de la quantité et de la configuration des habitats.

De nombreuses métriques ont été développées, notamment pour des paysages représentés sous forme de raster⁸, mais il existe beaucoup de redondance entre elles (Wang et al., 2014). Beaucoup d'entre elles sont très corrélées en elles mais, surtout, sont corrélées à la proportion d'habitats. Par exemple, la métrique d'agrégation « percentage of like adjacencies »⁹ dépendra de la proportion de cet habitat : plus il y a d'habitats, plus ces habitats seront agrégés. Certaines métriques cependant sont moins corrélées à cette proportion, comme la métrique d'agrégation « clumpy index » (ou « Clumpiness ») qui est basée sur la métrique « percentage of like adjacencies » mais compense pour la quantité d'habitat (cf. documentation logiciel fragstat 4.2). D'autres méthodes d'expérimentation, de statistiques ou de modélisation permettent également de contrôler les effets de la proportion pour évaluer les effets de configuration (Fahrig, 2003).

Encadré 2 : Définitions termes

Parcelle agricole : dans ce manuscrit, la parcelle agricole est définie comme un niveau d'organisation agricole dans lequel on peut considérer l'organisation spatiale à l'intérieur de la parcelle entre les plantes cultivées, représentant une aire de quelques hectares. Cette définition est intéressante en particulier pour les cultures pérennes à strate arbustives.

Paysage : dans ce manuscrit, le paysage sera défini comme un niveau d'organisation d'un agrosystème représentant un ensemble de parcelles agricoles, représentant une étendue supérieure de quelques hectares à plusieurs kilomètres carrés

Hétérogénéité : Qualité ou état d'être constitué d'éléments dissemblables, comme des habitats ou des occupations de sol différentes dans un paysage; s'oppose à l'homogénéité, qui correspond à un paysage dans lequel les éléments sont identiques (Turner et al 2001)

Connectivité : Continuité spatiale d'un habitat ou d'une occupation de sol au travers un agrosystème (Turner et al 2001). Cette connectivité peut être structurelle, c'est-à-dire basée uniquement sur la structure d'un habitat ou d'une occupation de sol dans un espace donné, ou elle peut être fonctionnelle, c'est-à-dire qu'elle considère également la réponse comportementale des organismes aux éléments dans un espace donné (Kindlmann et Burel, 2008).

Fragmentation : morcellement d'un habitat ou d'une occupation de sol en patchs plus petits et déconnectés. (Turner et al 2001)

Agrégation : dans ce manuscrit, l'agrégation est définie comme le regroupement d'un habitat ou d'une occupation en patchs plus larges et rassemblés sur eux-mêmes. Les agrosystèmes agrégés sont caractérisés par une probabilité plus forte que les unités spatiales adjacentes soient constituées par le même habitat ou la même occupation des sols.

La liste des métriques spatiales présentées est loin d'être exhaustive (Kindlmann et Burel, 2008; Wang et al., 2014). Dans cette thèse, nous utiliserons certaines métriques d'écologie du paysage pour décrire l'organisation intra-parcellaire des habitats favorables, en veillant à décorréler les effets de proportion des effets de configuration des habitats.

⁸ Un raster est une représentation matricielle, c'est-à-dire une représentation discrète de l'espace sous forme d'une grille en 2 dimensions, où chaque cellule est appelée pixels.

⁹ Somme des éléments de la diagonale (interfaces entre pixel similaires) de la matrice des interfaces divisé par le nombre total des interfaces. Les interfaces entre pixels étant considérées indépendamment pour chaque pixel (chaque interface est considérée 2 fois), la matrice des interfaces reporte le nombre d'interfaces pour chaque type d'habitat pris deux à deux (documentation logiciel fragstat 4.2).

4. Le comportement de prospection pour la nourriture

4.1. Cadre conceptuel sur les mouvements animaux

Les déplacements des organismes, définis comme le changement de position dans l'espace d'un organisme au cours du temps, peuvent former des trajectoires très complexes, variables dans le temps et dans l'espace, et qui sont le reflet des interactions entre l'organisme et une diversité de facteurs biotiques et abiotiques (Nathan et al., 2008). Selon le formalisme de Nathan et al. (2008), les trajectoires observées (« Movement path ») sont le résultat de multiples facteurs: les facteurs extérieurs (« External factors »), l'état interne des prédateurs (« Internal state ») et les capacités de navigation (« Navigation capacity ») basées sur le système sensoriel et les capacités motrices de l'organisme (Bell, 1991; Nathan et al., 2008) (**Fig. I- 6**). On peut relier ces facteurs au sein de trois processus : le processus de navigation (en rouge), le processus de déplacement (en bleu) et le processus de propagation du déplacement (vert).

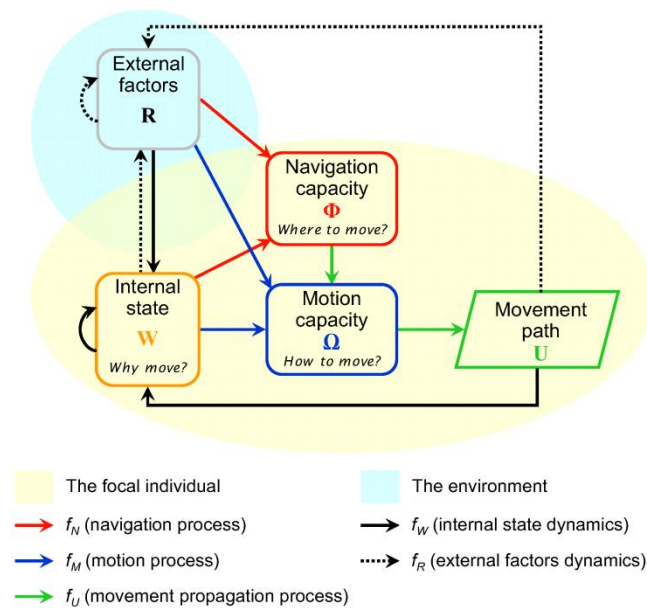


Fig. I- 6 : Cadre conceptuel général pour l'écologie du mouvement repris de Nathan et al. (2008). Les flèches pleines représentent les dynamiques de l'état interne de l'individu, les flèches en pointillés représentent les dynamiques des facteurs externes.

Les termes anglais désignant les déplacements actifs des animaux sont très nombreux tels que « foraging¹⁰ », « dispersal¹¹ », « migration ». Décrivant des modes différents de mouvements, ces termes sont cependant parfois utilisés pour décrire des mouvements similaires (Nathan et al., 2008). Dans cette thèse, nous nous sommes intéressées aux mouvements ayant lieu à l'intérieur de la parcelle et qui influencent l'efficacité de la prédation. Nous nous sommes donc intéressés aux mouvements de prospection pour la nourriture (« foraging ») des prédateurs dans les parcelles. Caractérisés par des mouvements actifs par lesquels les organismes cherchent des ressources, le comportement de prospection pour la nourriture est donc défini, selon le formalisme de Nathan et al. (2008), par l'état interne de l'individu. Ces mouvements prennent en compte des déplacements fins de routine (Van Dyck et Baguette, 2005b) des prédateurs selon la distribution des ressources trophiques dans les parcelles et la structure physique des habitats.

¹⁰ Mouvement de prospection

¹¹ Dispersion

4.2. Effet des habitats sur le comportement de prospection

Dans cette thèse, nous avons cherché à comprendre la manière dont les habitats favorables (cf. **section 2.4.1**) affectent le comportement de prospection des prédateurs généralistes au sein de la parcelle agricole. Il existe peu d'études qui s'intéressent à l'effet des habitats sur les déplacements de prospection pour la nourriture. La plupart des études qui s'intéressent aux comportements de prospection des animaux étudient l'impact de la distribution de leurs ressources trophiques (Smith, 1974; Kareiva et Odell, 1987; Bianchi et al., 2009a; Valeix et al., 2009; Bianchi et al., 2010). En écologie du paysage, à l'inverse, beaucoup d'études s'intéressent à l'effet des habitats sur les déplacements des animaux (Wiens et al., 1997; With et al., 1999; Zollner et Lima, 1999; Goodwin et Fahrig, 2002; Van Dyck et Baguette, 2005b; Delattre et al., 2010; Delattre et al., 2018). Ces études ont cependant un focus sur le processus de la dispersion, à l'échelle des paysages, et à des fins de conservation ou de contrôle.

Dans cette thèse, nous avons mobilisé la littérature sur les mouvements de dispersion pour représenter le mouvement de prospection à l'échelle de la parcelle. Nous nous sommes appuyés en particulier sur une hypothèse souvent avancée sur les mouvements de dispersion : les mouvements sont lents et sinueux dans les habitats qui sont favorables à une espèce (Zollner et Lima, 1999; Van Dyck et Baguette, 2005b). Si l'on reprend le formalisme de Nathan et al. (2008), cette hypothèse ne considère que l'effet des facteurs externes sur la trajectoire et néglige d'autres facteurs comme l'état interne de l'individu. Cette approche partielle du mouvement est cependant intéressante à considérer pour la démarche de la thèse. En effet, dans un contexte de CBC, elle signifierait qu'il est possible de manipuler le comportement des prédateurs avec ses habitats.

5. Une approche de modélisation pour l'étude de l'effet de l'organisation spatiale sur les déplacements de prospection pour la nourriture

5.1. La simulation et la modélisation en renfort de l'expérimentation

Dans cette thèse, nous nous sommes appuyés sur une approche de modélisation et de simulation pour explorer l'effet de la configuration spatiale des habitats sur la prospection des prédateurs généralistes. Tester l'effet de la configuration des habitats n'est pas évident. Les expérimentations observant les effets des patrons spatiaux déjà existants (études corrélatives) ne permettent pas toujours de distinguer l'effet de configuration de l'effet de la proportion des habitats, car, dans les patrons spatiaux *in situ*, la configuration des habitats est souvent corrélée à la composition (cf. [section 0](#)). Pour pouvoir tester les effets séparément, il faut donc mettre au point des expériences qui testent des patrons spatiaux avec des configurations différentes, tout en contrôlant pour la proportion d'habitats. Ce type d'expérience est très coûteux à mettre en place et souvent le nombre de patrons spatiaux que l'on peut tester en pratique est très limité. La simulation permet, à l'inverse, de tester un nombre très important de patrons spatiaux (Zollner et Lima, 1999; Bianchi et Van Der Werf, 2003; Bianchi et al., 2009a; Bianchi et al., 2010; Jackson et Fahrig, 2015). La simulation est donc un renfort important pour sélectionner quels patrons spatiaux peuvent être intéressants à tester ultérieurement sur le terrain.

La simulation informatique consiste à exécuter un programme informatique en vue de simuler un phénomène complexe. Ces simulations peuvent avoir pour objectif de comprendre ce phénomène (modèles descriptifs) ou de prédire son impact (modèles prédictifs). Ces simulations se basent sur une représentation théorique du phénomène que l'on souhaite simuler, c'est-à-dire un modèle théorique, qui permet d'inférer l'état du système à un temps t à partir de conditions initiales. La modélisation, c'est-à-dire la conception d'un modèle, est une étape clef de la simulation. Il existe un très grand nombre d'approches de modélisation distinctes qui dépendent de la question scientifique à laquelle on souhaite répondre.

5.2. Modèle mécaniste spatialement explicite et individu centré

« There is no single, best all-purpose model. In particular, it is not possible to maximize simultaneously generality, realism and precision¹² » (Levins, 1968, p7)

Dans cette thèse, nous avons choisi une approche de modélisation mécaniste afin d'acquérir une meilleure compréhension des phénomènes observés. Cette approche a nécessité de choisir la représentation de l'espace et la représentation des déplacements de prospection des prédateurs.

Dans les modèles, l'espace peut être représenté de manière explicite, où l'espace est une grille en 2 (ou 3) dimensions, ou bien de manière implicite, où l'espace est représenté par un réseau de sites (patch) connectés par des mouvements de dispersion (Hanski, 1998; Leibold et al., 2004). Un grand nombre de modèles en écologie, centrés sur la dynamique des populations et les interactions entre les espèces (compétition, prédation), ne représente pas l'espace (Pimm et Lawton, 1978; McCann et al., 1998). Les modèles fondateurs des premières théories sur le contrôle biologique par conservation (CBC), par exemple, considéraient uniquement la dynamique temporelle des espèces (Holt, 1977; Holt et Hochberg, 2001). Il existe un certain nombre de modèles qui considèrent l'espace de manière implicite comme les modèles de métapopulation (Levins, 1969; Hanski, 1998). Dans cette thèse, nous avons choisi une représentation explicite de l'espace qui est mieux adaptée pour décrire les processus locaux comme les

¹² Traduction personnelle : « il n'y a pas de modèle universel, bon pour tous les usages. En particulier, il n'est pas possible de maximiser simultanément généralité, réalisme et précision. »

déplacements d'animaux et qui permet de représenter des organisations spatiales plus détaillées et réalistes.

Il existe différents types de modèles en écologie qui ont chacun des avantages et des inconvénients. Les modèles les plus classiques sont des modèles agrégés, basées sur des équations différentielles - ordinaires (EDO) ou partielles (EDP). Ces équations relient l'état d'un système à un instant t à des instants antérieurs. L'état du système est défini par une ou plusieurs variables quantitatives, parmi lesquelles des variables agrégées qui représentent le comportement d'un groupe d'individus, comme la biomasse ou le nombre d'individus (Holt, 1977; Watson et al., 2015). Ces approches ont été très utilisées pour le représenter les interactions entre les espèces au travers de la dynamique de leurs populations. Dans le cadre du CBC, elles ont été mobilisées pour l'étude des interactions proie-prédateur, au travers des équations de Lotka-Volterra et ses extensions (Berryman, 1992; McCann et al., 1998). Ces approches peuvent aussi représenter l'espace de manière explicite, où les déplacements des individus ou de leur biomasse sont assimilés à des processus de diffusion (Okubo, 1980; Corbett et Plant, 1993; Vinatier et al., 2012a). Ces approches ont également l'avantage de permettre la mobilisation des outils mathématiques pour conjecturer des résultats ou résoudre analytiquement un problème. Ces approches sont beaucoup moins adaptées, cependant, lorsque l'individu est un niveau d'organisation important pour comprendre le phénomène que l'on souhaite modéliser.

Les modèles individu- ou agent-centrés (IBM ou ABM) sont des approches de résolution de problème ascendantes (« bottom-up ») dans lesquels chaque entité du système est représentée par un individu se comportant de manière indépendante des autres (Fachada et al., 2015). Nécessitant une implémentation informatique, ce type de modèle est apparu suite à l'augmentation de la puissance des ordinateurs (Grimm et Railsback, 2005) à partir de quatre courants de recherche différents : l'écologie, l'informatique et l'ingénierie, les sciences cognitives et les sciences sociales (Tang et Bennett, 2010). On trouve donc plusieurs manières de décrire ces modèles dans la littérature (Ferber, 1995; Grimm et Railsback, 2005; Tang et Bennett, 2010). Pour uniformiser et décrire de manière reproductible ces modèles, le protocole spécifique ODD (« Overview, Design concepts, and Details ») a été mis au point (Grimm et al., 2006; Grimm et al., 2010). De manière synthétique, on peut les décrire comme étant des systèmes composés de plusieurs éléments, dont essentiellement : les individus, l'environnement et les événements. Les individus sont les entités actives du système. Leur comportement est dicté par un ensemble de règles qui définissent la manière dont chaque individu agit en fonction d'une situation donnée. Ces règles permettent d'inférer l'état du système à partir d'un état antérieur. L'environnement est une représentation de l'espace, souvent spatialement explicite, qui contraint le flux d'informations, d'énergies et d'agents à travers cet espace. Il peut rendre compte d'une hétérogénéité spatiale, aux travers de métriques qui enregistrent une variation dans l'espace, ou bien d'objets passifs qui peuvent être perçus et modifiés par les individus. La dynamique temporelle du modèle est alors représentée par un ensemble d'événements discrets qui mettent à jour successivement, à l'aide des règles définies pour chaque agent, l'état des agents et de l'environnement. Ces modèles sont caractérisés par des phénomènes d'émergence, c'est à dire une propriété ou un comportement particulier du système qui n'est pas directement spécifié par les règles des individus (Grimm et al., 2005).

Dans cette thèse, nous avons choisi de créer un modèle individu-centré pour représenter le comportement de prospection des prédateurs généralistes. Contrairement aux modèles de diffusion, ces modèles nous permettent de représenter le comportement adaptatif de l'individu dans un environnement complexe. Ils permettent également d'avoir une représentation plus mécaniste du mouvement car les processus qui guident le mouvement se situent bien au niveau de l'individu, entre l'environnement perçu et des processus internes (**section 4.2**). Enfin, ils facilitent la comparaison avec les expériences sur le comportement d'individus qui ont, par définition, une résolution individuelle. Tout comme les modèles

agrégés, ces modèles présentent plusieurs limitations, incluant la difficulté de mobilisation des outils mathématiques. Une critique récurrente de ces modèles est qu'ils soulèvent souvent plus de questions qu'ils n'en résolvent (Wallentin, 2017). Plusieurs stratégies ont été proposées pour éviter cette tendance, comme la démarche de « pattern-oriented-modelling » (Grimm et al., 2005) dont nous parlerons dans la **section 6**.

5.3. Modélisation des déplacements de prospection

Les mouvements sont des processus continus dans le temps et l'espace. Le mouvement est cependant généralement représenté de manière discrète, c'est à dire comme une succession de localisations dans l'espace qu'on appelle trajectoire. Plus récemment, des représentations continues ont été développées. Ces représentations présentent un certain nombre d'avantages, notamment celui de mieux gérer les changements d'échelle et les données manquantes (Calabrese et al., 2016). Dans cette thèse, cependant, nous avons choisi une représentation discrète du mouvement. Plus éprouvée, cette représentation nous permettait de faire plus facilement le lien entre les trajectoires observées *in situ* et la modélisation individu-centrée, par construction discrète dans le temps.

Dans cette thèse, nous avons choisi de représenter le comportement de prospection comme un processus stochastique, c'est-à-dire la réalisation d'une variable aléatoire. Ce choix de représentation n'empêche pas une considération déterministe du mouvement, c'est-à-dire que tout individu effectuerait le même mouvement s'il se trouvait dans des conditions internes et externes exactement similaires. Comme le décrit très bien Gloaguen (2015), les conditions affectant le mouvement, interne ou externe à l'individu, sont impossibles à mesurer exactement. Le mouvement ne peut donc être décrit de manière exhaustive. On peut cependant faire l'hypothèse qu'une partie de ce déterminisme n'est pas nécessaire pour répondre à la question posée. Ici, nous souhaitons savoir comment le comportement de prospection est généralement (et pas exactement) affecté par l'organisation spatiale. Dans ce cas, on peut assimiler ces variations « non nécessaires » à une variabilité stochastique pour ne conserver que les phénomènes d'intérêt pour la question posée, c'est-à-dire les effets des habitats sur le comportement de prospection.

Depuis l'essor récent de l'écologie du mouvement, un grand nombre de modèles stochastiques du mouvement ont été développés (Nathan et al., 2008; Smouse et al., 2010; McClintock et al., 2012; Patterson et al., 2016). Les premiers modèles étaient de simples marches aléatoires (mouvement brownien), c'est-à-dire une succession de pas effectués au hasard, indépendamment les uns des autres. Rapidement, des représentations plus réalistes ont été préférées. Parmi elles, les marches aléatoires corrélées permettaient de prendre en compte la symétrie bilatérale et la polarisation céphalo-caudale des animaux qui leur donnent une tendance à aller vers l'avant (Kareiva et Shigesada, 1983; Bovet et Benhamou, 1988). Pour les déplacements de prospection pour la nourriture, les marches aléatoires de Lévy (« Lévy walk ») ont également été proposées (Viswanathan et al., 2001). Contrairement aux marches corrélées, ces marches ont l'avantage de représenter des mouvements avec des phases de recherche alternativement intensives ou extensives et ceci indépendamment de l'échelle considérée (Plank et James, 2008). Ces marches ont été fortement sujettes à débat, notamment pour déterminer si ces différentes phases de recherche représentent une stratégie optimale employée par les animaux pour trouver des ressources, ou bien si elles sont le résultat de facteurs qui ne sont pas observés (Benhamou, 2007; Plank et James, 2008; Plank et Codling, 2009; James et al., 2011; Pyke, 2015; Reynolds, 2015). Dans notre cas particulier, nous n'avons pas retenu la marche de Lévy qui ne permet pas de relier les différentes phases de mouvement à la qualité des habitats. Dans cette thèse, nous avons choisi de simuler le mouvement de prospection des prédateurs par une marche aléatoire corrélée dont les paramètres de mouvement changent avec les habitats. En l'absence de plus amples connaissances sur le dermaptère *E. carai-bea*, nous pensons qu'une représentation relativement simple et éprouvée du mouvement est plus adaptée.

6. Démarche et objectifs de la thèse

Dans cette thèse, nous cherchons à mieux comprendre comment l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats, dans les stratégies de maintien ou d'ajout des habitats, peut affecter le comportement de prospection des ennemis naturels pour la nourriture. Nous nous sommes appuyés sur le cas du dermaptère *E. caraibea*, prédateur généraliste potentiel du charançon du bananier, dans les bananeraies de la Martinique.

Or, mis à part son rôle potentiel dans la prédation du charançon du bananier, très peu de connaissances existent sur *E. caraibea* (cf. **chap. 2 section 1**), ainsi que sur l'effet de l'organisation spatiale des habitats dans les bananeraies sur cette espèce (voir l'effet de l'organisation spatiale sur le charançon : Vinatier, 2010).

De même, à notre connaissance, aucune démarche de transfert des approches de l'écologie du paysage n'avait été entreprise pour explorer le rôle de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats. Cette thèse est donc basée sur l'acquisition de connaissances sur l'agrosystème étudié, par des expériences de terrain et de laboratoire, et sur l'exploration de l'effet de l'organisation spatiale des habitats par des simulations basées sur un modèle mécaniste individu-centré. L'objectif général se décline en trois objectifs particuliers (**Fig. I- 7**):

1. Evaluer le rôle des différents habitats et leur organisation sur les dermaptères du genre *Euborellia* dans les bananeraies de la Martinique (**chap. 2**).
 - Quels sont les habitats favorables dans les bananeraies pour le genre *Euborellia* ?
 - Quelles sont les organisations spatiales des habitats dans les bananeraies de la Martinique ?
 - Quel est l'effet de l'organisation spatiale des habitats sur l'activité-densité des dermaptères au pied des bananiers ?
2. Modéliser le déplacement d'arthropodes prédateurs terrestres et généralistes, en s'inspirant du modèle biologique *E. caraibea*, dans des organisations spatiales contrastées de leurs habitats au sein de parcelles agricoles, et analyser l'effet de ces organisations spatiales sur le contrôle biologique par conservation (**chap. 3**)
 - Quel est l'effet de l'organisation spatiale des habitats dans les parcelles agricoles sur la durée et la fréquence des visites des bananiers par des prédateurs ?
3. Quantifier les déplacements du dermaptère *E. caraibea* dans des habitats de qualité différente reproduits en mésocosmes expérimentaux (**chap. 4**)
 - Quelle est l'activité nocturne chez *E. caraibea* ?
 - Quels sont les effets du sol nu et des résidus sur les déplacements de prospection d'*E. caraibea* ?
 - Comparer les expérimentations comportementales au modèle mécaniste

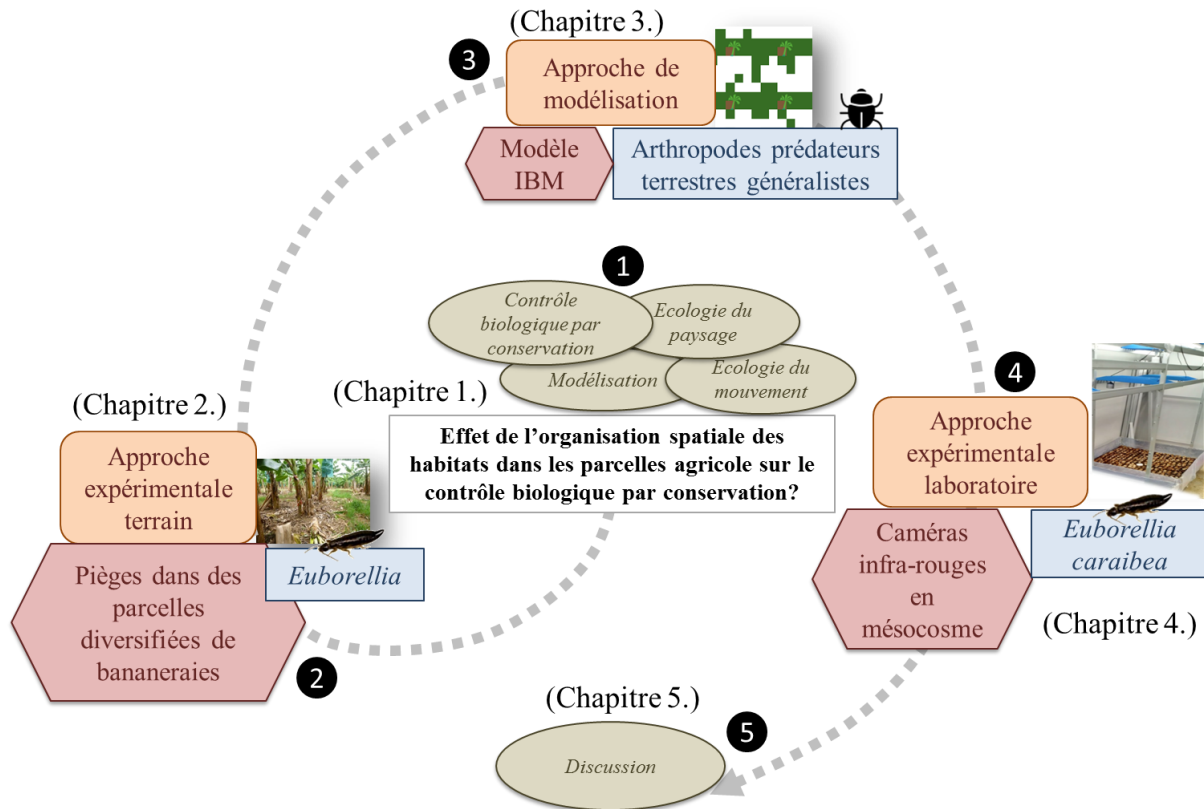


Fig. I- 7 : Schéma synthétique de la démarche générale de la thèse (photos personnelles, Iris Abu Baker).

La démarche générale de la thèse s'appuie sur une démarche de modélisation guidée par des patrons observés « pattern-oriented-modelling » proposée par Grimm et al. (2005). Cette démarche a pour objectif de répondre à une question donnée, ici l'effet de l'organisation spatiale des habitats sur le CBC, à l'aide d'un modèle dont les étapes de construction, de validation sont guidées par des patrons observés (**Fig. I- 8**). Pour résumé, le premier objectif vise donc à acquérir des connaissances (ou « patrons ») sur l'agrosystème ciblé dans cette thèse (**chap. 2**). Le second objectif est de modéliser le comportement d'un prédateur type (inspiré d'*E. caraibea*) en intégrant ces patrons (**chap. 3**). Enfin, le troisième objectif est d'acquérir des connaissances sur l'écologie comportementale de *E. caraibea* et de confronter ces résultats aux hypothèses et sorties du modèle (**chap. 4**).

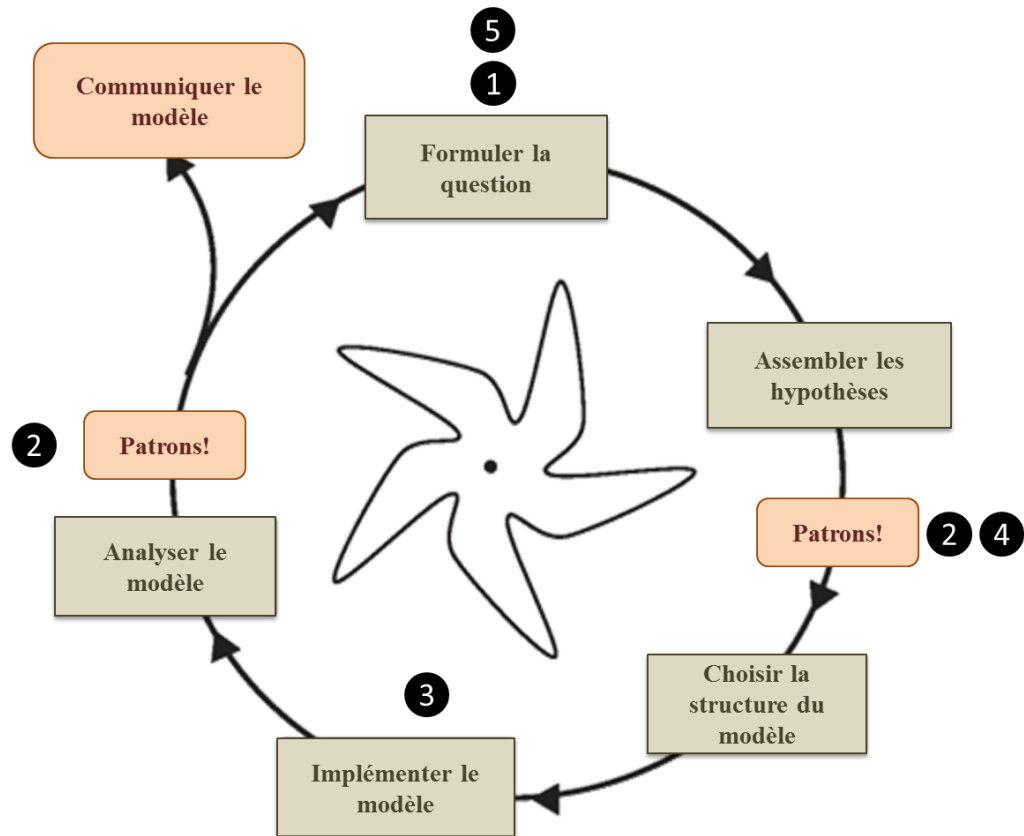


Fig. I- 8 : Les six étapes du cycle de modélisation (schéma traduit de Grimm et Railsback, 2005). Les numéros font référence aux numéros des chapitres concernés de la thèse (cf. Fig. I- 7).

Chapitre 2 - Le cas des dermaptères du genre *Euborellia* dans les bananeraies de la Martinique

Avant-propos

Dans ce chapitre, deux sections sont présentées. La première est une revue de la littérature sur l'agrosystème étudié dans la thèse, c'est-à-dire les bananeraies de la Martinique, le charançon du bananier et ses ennemis naturels, dont le dermaptère *Euborellia caraibea* en particulier. La deuxième section présente une étude conduite sur le terrain qui vise à évaluer comment différentes organisations spatiales des couverts au sol d'une bananeraie peuvent influencer l'activité-densité des dermaptères du genre *Euborellia*.

1. Caractéristiques de l'agrosystème des bananeraies de la Martinique

1.1. Les bananeraies de la Martinique, des monocultures semi-pérennes en voie de diversification ?

Cycle de vie pérenne. Les bananiers sont des herbes géantes monocotylédones de la famille des Musaceae et du genre *Musa* qui peuvent être considérées comme des plantes pérennes (Turner, 1994). Ils ne disposent pas de tige végétative aérienne, mais d'un pseudotrunc qui est constitué d'une imbrication de gaines foliaires les unes dans les autres (**Fig. II- 1**). À la base du pseudotrunc, se situe la tige souterraine (ou bulbe) qui est le centre vital du bananier, duquel se différencient les rejets (Lassoudière, 2007). Chaque rejet produit successivement un régime de bananes, et, après la récolte, le pseudotrunc du rejet récolté est coupé pour laisser un nouveau rejet se développer. Cette séquence, appelée cycle de production, peut être répétée sur plusieurs générations. Chaque bananier poursuit son propre rythme ce qui conduit à une désynchronisation des cycles de production dans les bananeraies en production depuis plusieurs années (Tixier et al., 2004). En conséquence, au bout de quelques années, les parcelles de bananiers ont une production de biomasse quasi continue, constituée de régimes qui sont exportés, mais également de résidus de bananiers formés par les feuilles et les pseudotrons coupés et laissés sur place. Cependant, ce système théoriquement pérenne ne l'est que rarement en pratique. Les systèmes de culture de bananes en Martinique par exemple, mis à part quelques exceptions en place depuis plus de 20 ans, ont un fonctionnement majoritairement semi-pérenne et sont soumis, pour des raisons sanitaires (nématodes et charançons), à un renouvellement des plants de bananes (tous les 6-8 ans environ).

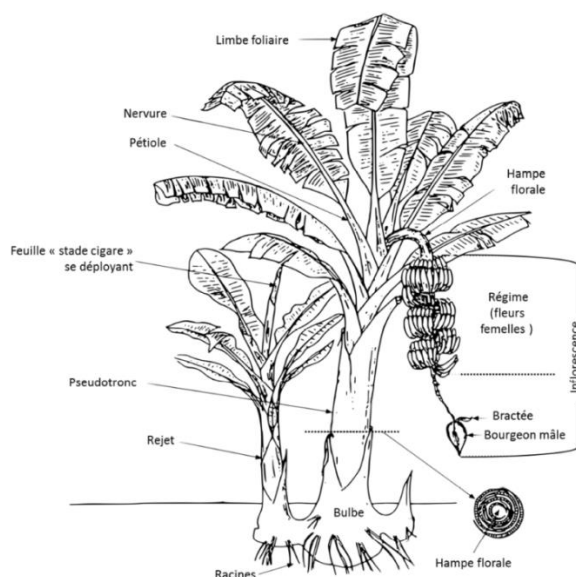


Fig. II- 1 : anatomie du bananier (d'après Champion, 1963)

Système de culture martiniquais. Contrairement à d'autres régions qui la cultivent plutôt en polyculture (Lassoudière, 2007), la banane de la Martinique est historiquement cultivée en monoculture et en agriculture conventionnelle. Sa culture a connu un essor relativement récent dans les années 1950 (François et al., 2005) et représente en 2010 la plus grande production agricole (hors fourrage) de l'île, avec 6396 hectares de la Surface Agricole Utile (SAU) (Roux, 2011). Dès les années 1960, elle est pratiquée avec un usage intensif de produits phytosanitaires (insecticides, nématicides, fongicides) (Chabrier et al., 2005), qui ont été à l'origine de pollution persistante dans les sols et les eaux (Cabidoche et al., 2009). En réaction, de nombreuses pratiques ont été mises en œuvre pour réduire l'usage et les conséquences néfastes de ces produits, telles que l'usage de vitro-plants indemnes de maladie (Chabrier et al., 2005), de pièges à phéromones (Rhino et al., 2010), mais également des techniques de diversification, comme l'ajout de couvert végétal, en période de jachère ou entre les bananiers en production (Lavigne et al., 2012). L'implantation de couverts végétaux permanents dans les bananeraies est mobilisée, pour le moment, à des fins de contrôle des plantes adventices, mais pas encore pour le contrôle biologique par conservation, bien qu'un certain nombre de travaux scientifiques s'y soit intéressé (Duyck et al., 2011; Mollot et al., 2012; Tixier et al., 2013; Mollot et al., 2014; Carval et al., 2016).

Bioagresseurs des bananeraies. Il existe de nombreux bioagresseurs qui s'attaquent au bananier, trois sont particulièrement importants aux Antilles en termes de dégâts économiques : les nématodes endoparasites des racines (Gowen et al., 2005), le champignon *Pseudocercospora fijiensis*, agent de la cercosporiose noire (Jones, 2000), ainsi que le charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Gold et al., 2001) : ce dernier sera la cible du contrôle biologique au cœur de cette thèse.

1.2. Le charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* : un ravageur majeur du bananier

Origine et répartition. Le charançon du bananier est un ravageur important des bananiers, considéré comme oligophage (ou spécialiste), s'attaquant aux espèces domestiquées ou sauvages du genre *Musa* (Fig. II- 2). Son aire d'origine vraisemblable coïncide d'ailleurs avec l'aire d'origine des bananiers, c'est-à-dire la Malaisie et l'Indonésie (Treverrow, 1985; Stover et Simmonds, 1987). Le charançon est maintenant présent sur l'ensemble des aires de culture du bananier (Amérique, Afrique, Asie et Océanie), probablement importé lors du transport de plants de bananiers (Gold et al., 2001). Il a été observé pour la première fois dans les Antilles en 1912 (Moznette, 1920).

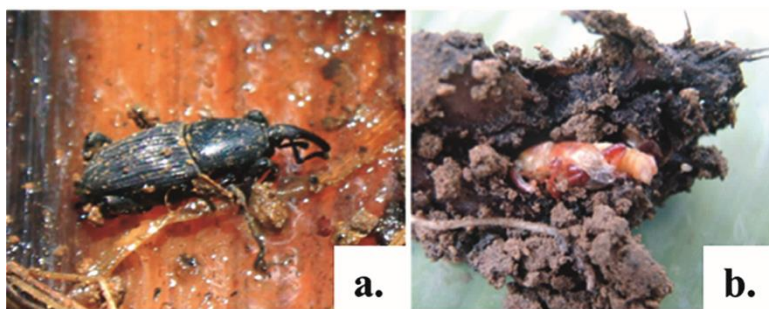


Fig. II- 2 : photos de charançons du bananier a. adulte et b. nymphe dans des débris de bulbe (source photo : C. Poeydebat)

Biologie de l'infestation. Le charançon du bananier est un coléoptère de la famille des Curculionidae de taille moyenne (9 à 16 mm pour les adultes) (Gold et al., 2001). Contrairement à beaucoup d'espèces de ravageurs en milieu tempéré comme les pucerons, le charançon a un cycle de vie de type « K » (Macarthur, 1962), avec une durée de cycle relativement longue pour un insecte, de 1 à 2 ans en moyenne de l'œuf à l'adulte (Gold et al., 2001), et une fécondité limitée, avec 1 à 4 œufs pondus par semaine par femelle (Gold et al., 2001). Les œufs, mesurant 2 mm de long environ (Treverrow, 1985), sont déposés séparément dans des petites cavités creusées par la femelle, généralement dans le bulbe à la base de la plante ou proche du niveau du sol (cf. **Fig. II- 1**). Les œufs peuvent être également déposés en dessous de la surface du sol, au-dessus, ou bien dans les résidus de bananier (Gold et al., 2001). Une fois l'œuf éclos, la larve se nourrit du tissu du bulbe en creusant des galeries. L'essentiel des dégâts du charançon sur le bananier provient de ces galeries qui vont induire une fragilité générale du bananier, perturbant le système racinaire, le transport des nutriments, la résistance au versage (chute du pseudotrunc) et aux maladies (Gold et al., 2001). Les pertes se traduisent par une diminution du poids et du nombre de régimes dans la parcelle (Rukazambuga et al., 1998; Gold et al., 2001). Avec la croissance des populations de charançons dans les bananeraies, les dégâts s'accumulent et les pertes de récoltes peuvent engendrer une perte quasi complète de la production. Une série d'études a montré qu'elles pouvaient atteindre 47% après 4 ans d'infestation ou même 100% en cas de versage d'une parcelle entière (Gold et al., 2001).

Selon Gold et al. (2001), le stade œuf du charançon serait sensible à la prédation par une plus large gamme d'ennemis naturels que les autres stades, car la localisation des larves dans les galeries et la cuticule épaisse des adultes semblent capables de les protéger de la plupart des prédateurs (Koppenhöfer et al., 1992; Koppenhöfer, 1993).

Contrôle biologique par conservation du charançon. De nombreux travaux scientifiques, résumés en détail par Gold et al. (2001), ont cherché à identifier des prédateurs, parasitoïdes ou parasites potentiels du charançon. En effet, dans les zones d'origine du bananier, le charançon n'a que rarement le statut de ravageur, ce qui peut laisser présager l'existence de mécanismes de régulation conséquents. Des stratégies de contrôle biologique variées ont donc été tentées dans les autres zones de production plus sujettes aux infestations de charançons. Plusieurs essais de contrôle biologique classique (introduction de prédateurs provenant des zones d'origine du bananier) ont été réalisés, mais n'ont pas eu le succès attendu. Parmi les arthropodes prédateurs du charançon identifiés, peu d'espèces ont réussi à véritablement s'implanter, et, si elles l'ont fait, leur impact sur les populations de charançons a été négligeable. Des stratégies de contrôle biologique par inoculation - multiplication, mais non persistance à long terme des espèces introduites - ont également été tentées (Gold et al., 2001). Enfin, des stratégies de contrôle biologique par conservation ont été également étudiées, et plusieurs ennemis naturels endémiques pour différente zone de production ont été identifiés. Globalement l'essentiel des recherches

a porté sur des insectes prédateurs, même si quelques vertébrés ont été identifiés (Gold et al., 2001). Au Kenya, des travaux ont été conduits sur des coléoptères de l'infra-ordre des Staphyliniformia, *Thyreocephalus interocularis* (Eppelsheim) et *Dactylosternum abdominale* (Fabr.), et un dermaptère du genre *Euborellia*, *Euborellia annulipes* (Lucas). Les espèces de Staphyliniformia et d'*Euborellia* ont été trouvées dans les résidus autour des bananiers, dans le rhizome en surface ainsi qu'à l'intérieur des pseudotrons (Koppenhöfer et al., 1992) et ont montré qu'elles étaient capables de trouver et de consommer une partie des œufs de charançons sur des rejets de bananiers en laboratoire (Koppenhöfer, 1993). À Cuba, plusieurs espèces de fourmis se sont montrées capables de capturer des larves et des œufs dans les résidus, ainsi que de prévenir l'oviposition sur les bananiers à proximité du nid (Gold et al., 2001; Abera-Kalibata et al., 2008). Pour le moment, seules les colonies de fourmis semblent capables de réduire les populations charançons de manière suffisante en situation de production pour être utilisées par les planteurs (Perfecto et Castiñeiras, 1998), mais seulement si une introduction de fourmilières dans les bananeraies est pratiquée en amont. Hormis les fourmis, les autres prédateurs identifiés étant opportunistes, généralistes et en faible densité sur le terrain, certains auteurs sont sceptiques concernant leur efficacité réelle sur le terrain (Gold et al., 2001). Dans ces études sur les ennemis naturels du charançon, cependant, la question du rôle des habitats des bananeraies sur ces prédateurs et leur efficacité de prédation a été peu abordée.

Ennemis naturels du charançon de la Martinique. En Martinique, à l'aide d'analyses d'ADN intestinaux, des espèces ont été identifiées comme prédateurs potentiels du charançon, telles que les fourmis *Solenopsis geminata* Forel et *Camponotus sexguttatus* (F.), ainsi que le dermaptère *Euborellia caraibea* (Hebard) (Mollot et al., 2014). De plus, les abondances de *S. geminata* et *E. caraibea* ont été associées négativement à l'abondance de charançons dans des bananeraies en production (Mollot et al., 2012; Carval et al., 2016). Pour le moment, ces espèces ne sont pas spécifiquement favorisées par les planteurs dans le cadre de stratégies de contrôle biologique par conservation, mais les travaux réalisés permettent de penser qu'elles pourraient jouer un rôle. La manipulation des couverts végétaux associés aux bananiers pourrait également être un levier pour favoriser ces espèces qui peuvent aussi consommer des proies alternatives favorisées par ces couverts (Duyck et al., 2011; Mollot et al., 2012).

Dans cette thèse, nous nous sommes concentrés sur le cas des *Euborellia* et sur l'espèce *E. caraibea* en particulier. Dans des piégeages dans les bananeraies de la Martinique (cf. **section 2**), nous avons également capturé un autre prédateur du même genre *Euborellia annulata* (Dohrn) (= *Euborellia stali*), qui avait été répertorié dans les Antilles, mais pas encore en Martinique (Brindle, 1971).

1.3. Le dermaptère *Euborellia caraibea* et ses habitats favorables.

Origine et répartition. Endémique des Antilles, *E. caraibea* est présente sur la quasi-totalité des îles caribéennes, et serait l'espèce la plus commune et largement distribuée parmi les Anisolabidinae (sous-famille dominante des dermaptères antillais) (Brindle, 1971). Sa ressemblance morphologique à l'espèce américaine *Euborellia ambigua* (Borelli) laisse présager un apparentement. Cependant, elles sont considérées comme deux espèces, notamment par ce qu'elles vivent dans des habitats très distincts, *E. ambigua* étant présente uniquement dans les marécages de mangrove (Brindle, 1971).

Morphologie. L'adulte *E. caraibea* mesure entre 8 et 9 mm de long avec une pince abdominale (les cerques) d'environ 1.5 mm (Brindle, 1971) (**Fig. II- 3b**). Des ailes atrophiées, de courts élytres sur le mesonotum se touchant ou se recouvrant l'un l'autre, ainsi qu'un pronotum rectangulaire sont caractéristiques de l'espèce (**Annexe A**). Les mâles et les femelles se distinguent aisément par le nombre de tergites visibles dorsalement, 10 et 8 respectivement, ainsi que la forme des cerques qui sont plus courbés et plus séparés à la base pour les mâles que pour les femelles (Hebard, 1921; Brindle, 1971;

Albouy et Caussanel, 1990). Chez les espèces du genre *Euborellia*, par contre, les stades nymphaux ne permettent pas la détermination de l'espèce.

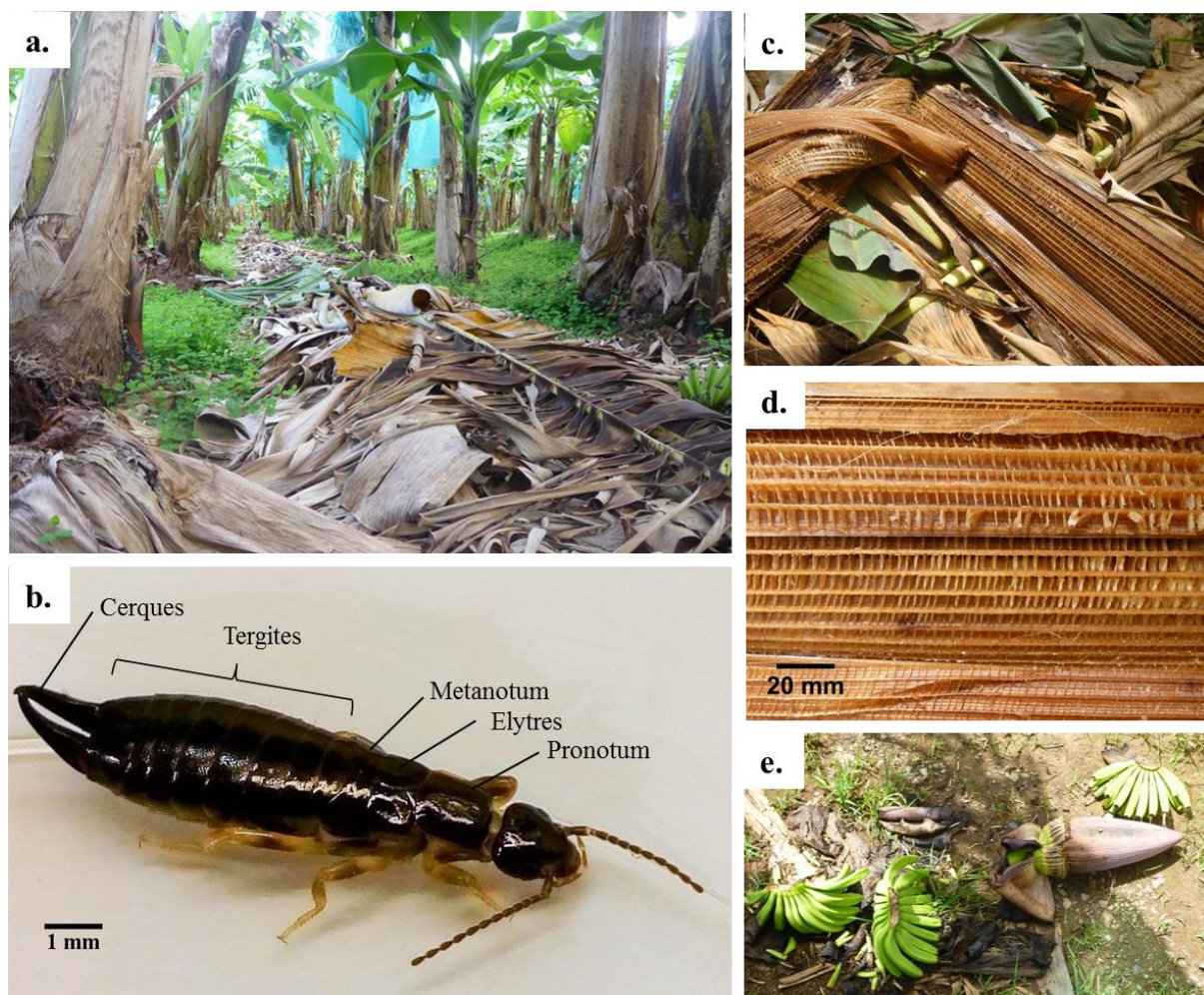


Fig. II- 3 : *Euborellia carai-bea* et ses habitats dans les bananeraies de la Martinique habitats. a. Occupation des sols dans les bananeraies diversifiées de la Martinique, b. *Euborellia carai-bea* adulte femelle, c. résidus de bananiers avec feuilles et pseudotrunc décomposés, d. structure en « alvéoles » d'un pseudotrunc en décomposition, e. régime de bananes non récolté, déposé sur le sol (a. c. d. e. photos Iris Abu Baker ; b. photo personnelle)

Longévité, fécondité, stade de développement et soin parentaux. Les traits de longévité, de fécondité et de développement n'ont pas été étudiés pour cette espèce, mais sont plus connus pour d'autres espèces du genre *Euborellia*, en particulier *E. annulata* et *E. annulipes*.

Pour le genre *Euborellia*, on trouve une longévité assez variable en laboratoire, selon la température notamment, allant de 57 à 240 jours pour le stade adulte (Lemos et al., 2003; Nonci, 2005). Pour des températures similaires à celles que l'on retrouve en Martinique (25 à 30°C ; cf. **section 2**), la longévité est bien distincte entre les espèces, 57 à 89 jours et 149 à 198 jours pour *E. annulata* et *E. annulipes*, respectivement. Parmi les *E. carai-bea* adultes capturés sur le terrain (cf. **chap.4 section 1**), 10 individus ont survécu durant au moins 79 jours avant d'être relâchés (observation personnelle), ce qui laisse présager une durée de vie plus proche d'*E. annulipes* pour *E. carai-bea*.

Les femelles de *E. annulata* et *E. annulipes* commencent à pondre leurs premiers œufs à un âge allant de 1 à 23 jours de stade adulte (Lemos et al., 2003; Nonci, 2005), et vont y porter un soin important (Burr, 1939). Les dermaptères sont remarquables parmi les insectes pour le soin que les femelles

accordent à leur descendance (Burr, 1939). Celles-ci restent près de leurs œufs jusqu'à l'éclosion et s'occupent également des nymphes (Rankin *et al.*, 1996) pour des durées variables selon les espèces : 3 jours à 1 semaine, pour *E. annulata* et *E. annulipes*, respectivement (Lemos *et al.*, 2003; Nonci, 2005). Les œufs seront pondus en plusieurs pontes de 9 à 45 œufs à chaque fois, le nombre de pontes variant également en fonction des espèces et de la température (Lemos *et al.*, 2003; Nonci, 2005). L'incubation des œufs dure de 6 à 11 jours, suivis de 39 à 83 jours de croissance passant par 5 stades nymphaux (Lemos *et al.*, 2003; Nonci, 2005). Les ratios entre mâles et femelles trouvés dans la littérature pour *E. annulata* et *E. annulipes* sont légèrement en faveur des mâles (Lemos *et al.*, 2003; Nonci, 2005).

Période d'activité. Une large majorité des dermaptères ont une activité nocturne, en particulier les dermaptères tropicaux (Albouy et Caussanel, 1990). Nous avons pu confirmer expérimentalement que *E. caraibea* a une activité principalement nocturne, ce qui correspond en Martinique à une plage de 12 heures entre le coucher et le lever du soleil (18 :00 – 06 :00 ; **chap. 4 Annexe C**).

Habitats favorables, refuge et régime alimentaire. Les dermaptères sont de manière générale connus pour être hygrophiles et thermophile (Burr, 1939; Brindle, 1971). *E. caraibea* semble effectivement ne pas déroger à cette règle puisque nous l'avons trouvé en pleine journée uniquement dans les résidus de bananiers encore bien humides, tel que des tas bien épais de feuilles (**Fig. II- 2 a**), des pseudotroncs (**Fig. II- 2c et d**), des bulbes et des régimes de bananes tombés au sol (**Fig. II- 2e**) (observations personnelles). En laboratoire et sur le terrain, nous avons pu observer également que les nymphes et les adultes se réfugiaient dans les alvéoles présentes dans la gaine foliaire de pseudotroncs en décomposition, les cerques tournés vers l'ouverture de l'alvéole (**Fig. II- 2d** ; observations personnelles). Ces observations nous ont amenés à faire l'hypothèse que les résidus de bananiers jouent un rôle de refuge pour *E. caraibea*, en particulier durant la journée.

Les analyses d'ADN gastrique d'*E. caraibea* ont confirmé la polyphagie de l'espèce en matière d'insectes : diptères et charançon (Mollot *et al.*, 2014). La plupart des dermaptères étant considérés comme omnivores vrais (Albouy et Caussanel, 1990), nous avons des raisons de penser qu'*E. caraibea* pourrait l'être également, consommant occasionnellement des végétaux. *E. annulata*, bien que principalement carnivore, a consommé en laboratoire également plusieurs tissus végétaux (Thiagarajan, 1939). Bien que certains dermaptères puissent être reportés comme ravageurs de certaines cultures (Purushothaman *et al.*, 1970; Kocarek *et al.*, 2015), à notre connaissance, aucun dégât sur bananier *E. caraibea* par n'a été documenté. Nous avons cependant observé un nombre important d'*E. caraibea* dans des régimes de bananes tombés au sol en décomposition (**Fig. II- 2e**), ce qui laisse penser qu'ils peuvent être une source de nourriture alternative. Par ailleurs, le régime alimentaire d'*E. caraibea* semble également impacté par la présence d'un couvert de *Brachiaria decumbens* dans les bananeraies, *E. caraibea* se nourrissant également sur un réseau trophique se basant sur ce couvert (Duyck *et al.*, 2011; Tixier *et al.*, 2013). Les données d'ADN gastrique semblent indiquer que la présence de couvert augmente principalement sa consommation de diptères (Mollot *et al.*, 2014). Différents couverts végétaux sont utilisés ou préconisés en Martinique pour le contrôle des adventices, tels que *Drymaria cordata*, *Stylosanthes guianensis*, *Brachiaria decumbens*, *Cynodon dactylon* et *Desmodium heterocarpum*, et pourraient avoir des rôles variés sur l'alimentation d'*E. caraibea*.

Des informations supplémentaires sont nécessaires pour évaluer quels habitats dans les bananeraies, résidus de bananier ou couvert végétaux, seront favorables à *E. caraibea*, à la fois pour leur procurer des refuges, mais également des ressources trophiques.

Perception sensorielle. Le stimulus dominant des dermaptères est tactile et perçu notamment à l'aide de ses antennes (Burr, 1939; Slifer, 1967). Lors de périodes de repos, ou lorsqu'ils sont perturbés, les

dermaptères cherchent systématiquement à maintenir ou retrouver un contact, de leurs antennes ou leur abdomen, avec un objet solide et fixe (Burr, 1939; Albouy et Caussanel, 1990). Ce comportement caractéristique des dermaptères est appelé thigmotactisme (Burr, 1939).

Les dermaptères semblent également bien répondre à des stimuli olfactifs variés perçus par leurs antennes et leurs palpes (Burr, 1939; Slifer, 1967). Les capacités olfactives des ennemis naturels des ravageurs sont une caractéristique importante pour le contrôle biologique, pour distinguer les volatiles émis par les ravageurs, mais également les plantes attaquées (Vet et Dicke, 1992; Lo Pinto et al., 2004; Ninkovic et al., 2016; Togni et al., 2016). Certains auteurs estiment que le sens olfactif des dermaptères n'est pas très développé (Slifer, 1967). Cependant une étude récente a montré une préférence du dermaptère *Doru luteipes* (Scudder) pour les composées volatiles émis par les plantes de maïs attaquées par deux ravageurs distincts (Naranjo-Guevara et al., 2017).

La vision des dermaptères, à l'inverse, est très sommaire. Leurs yeux composés de type acône, ne possédant pas de cônes, mais un groupe de cellules transparentes allongées, ne seraient pas en mesure de créer une image nette à plus de 1 centimètre (Burr, 1939). Ils sont capables, cependant, de localiser les sources de lumière, car les dermaptères, *E. carai-bea* inclus (observation personnelle), sont lucifuges. Leur vision pourrait également avoir un rôle d'orientation, car certains comportements d'orientation à l'aide de repère astronomique, tels que la lune ou le soleil, ont été identifiés chez un dermaptère rizicole *Labidura riparia* (Pallas) (Ugolini et Chiussi, 1996).

Mode de déplacement et dispersion. Si certains dermaptères sont capables de voler (Burr, 1939; Albouy et Caussanel, 1990; Deiters et al., 2016), les ailes atrophiées d'*E. carai-bea* ne lui permettent qu'un déplacement rampant. Peu d'informations sont disponibles sur les capacités locomotrices des dermaptères. Une étude citée par Lamb (1975) mentionne une vitesse maximale de 3 cm/s (108 m/h) pour *Forficula auricularia* (Linnaeus). Lamb (1975) a également étudié la dispersion de cette espèce dans des habitats hétérogènes et a montré notamment un déplacement moyen de 1.2 m à 4.1 m en moyenne par nuit avec un déplacement maximal observé de 8 m en une seule nuit.

Socialité et agrégation. L'espèce la plus étudiée des dermaptères, *F. auricularia*, est une espèce très grégaire (Lamb et Wellington, 1975; Quarrell et al., 2016). En particulier pour le passage de l'hiver, cette espèce se rassemble souvent en très grand nombre dans des cavités. Hormis les femelles reproductrices qui s'isolent rapidement du groupe, les autres individus (« free-foragers ¹³ ») se regroupent souvent dans les mêmes abris en journée (Lamb, 1975). Cependant de tels comportements n'ont pas été, à notre connaissance, observés chez le genre *Euborellia*. Tout comme pour *E. annulata* (Thiagarajan, 1939), nous avons pu observer pour *E. carai-bea* en laboratoire un nombre de blessures et une mortalité importants en présence de plus de 10 individus dans une boîte de 10 x 10 x 20 cm. On est bien loin des centaines de *F. auricularia* qui peuvent être maintenues dans une unique boîte de taille similaire (Le Navenant, com. Pers). Par ailleurs, sur le terrain, nous avons souvent trouvé des individus adultes seuls ou en groupe de trois au maximum.

¹³ Libre prospecteurs

2. Effet de l'organisation spatiale des habitats dans les bananeraies diversifiées de la Martinique sur les dermptères du genre *Euborellia*

2.1. Introduction

La simplification des agrosystèmes, si elle a permis dans un premier temps une augmentation de rendement, a été néfaste pour une série de processus écologiques bénéfiques aux cultures, tel que le contrôle des ravageurs par des arthropodes prédateurs (Rusch et al., 2016b). Les stratégies de réintroduction d'habitats diversifiés (en espèces végétales) dans les agrosystèmes ont eu cependant des résultats contrastés sur la restauration de ce processus : les réponses des ennemis naturels étant parfois positives, neutres ou négatives (Andow, 1991; Letourneau et al., 2011). Comprendre le rôle des habitats dans les agrosystèmes sur les arthropodes prédateurs est capital pour les mobiliser pour le contrôle de ravageurs, c'est-à-dire pour favoriser le contrôle biologique par conservation (CBC) (Eilenberg et al., 2001).

Certains habitats peuvent être favorables aux prédateurs et avoir une fonction de refuges contre les perturbations (anthropiques, climatique ou micro climatique) ou de sources de nourritures (Landis et al., 2000). Cependant, l'impact de la présence de ces habitats favorables dans les agrosystèmes sur le CBC dépend également de l'organisation spatiale de ces habitats, des déplacements des prédateurs ciblés (vitesse, perception) et de leurs régimes alimentaires (spécialistes à généralistes) (Bianchi et al., 2009a; Bianchi et al., 2010). Les habitats peuvent, d'un côté, permettre de maintenir des prédateurs dans les agrosystèmes et même d'augmenter leur abondance, mais d'un autre côté, ils peuvent affecter leurs déplacements dans les cultures, et parfois les détourner des ravageurs que l'on souhaite cibler (Corbett et Plant, 1993; Rand et al., 2006; Holland et al., 2009). Cet effet sur leurs déplacements sera important en particulier pour les arthropodes prédateurs polyphages ou omnivores, qui peuvent être détournés par de nombreuses ressources trophiques (autres proies ou ressources végétales) (Symondson et al., 2002).

Selon les prédateurs que l'on souhaite favoriser pour augmenter le CBC, l'échelle à laquelle on considère l'organisation spatiale des habitats est importante. Une majorité de travaux, sur les cultures annuelles en particulier, s'intéresse à l'effet de l'organisation spatiale de ces habitats aux alentours des parcelles ou encore à l'échelle plus large du paysage (Bryan et Wratten, 1984; Lys et al., 1994; Collins et al., 2002). L'organisation spatiale des habitats au sein des parcelles a été plus rarement regardée. Pourtant, c'est bien à cette échelle qu'un grand nombre d'arthropodes, terrestres en particulier, prospectent pour trouver leur nourriture. Dans les cultures pérennes à strate arbustive, il est d'ailleurs souvent possible de manipuler cette organisation spatiale par l'implantation de couverts végétaux ou l'organisation des résidus de culture. Il est donc important de mieux comprendre comment, dans ces d'agrosystèmes, l'organisation spatiale des habitats influence l'abondance et l'activité des arthropodes prédateurs terrestres et généralistes au sein des parcelles.

Différencier les effets de l'abondance et l'activité des arthropodes sur le terrain n'est pas évident (Zaller et al., 2015). En particulier, l'activité des arthropodes dépend directement d'autres données comme l'abondance des individus dans une zone donnée ou la vitesse des individus (Hancock et Legg, 2012; Engel et al., 2017). Par exemple, les techniques classiques des pièges Barber, qui piègent les arthropodes terrestres en activité, sont très faciles à mettre en œuvre, mais ne permettent pas de distinguer l'activité de l'abondance. Ils permettant donc de mesurer l'activité-densité des arthropodes. Des méthodes existent, cependant, pour approcher l'abondance des individus. La méthode des quadrats, par exemple, permet de relier une quantité d'individus capturés à un instant donné à une surface, ce qui en fait une mesure correcte de l'abondance (Zaller et al., 2015; Fanini et Lowry, 2016).

Les bananeraies de la Martinique sont intéressantes pour étudier l'effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire. D'une part, les résidus de cultures des bananiers, laissés sur place, peuvent constituer un habitat pour un certain nombre d'espèces et sont gérés de manières différentes entre les planteurs : rassemblés entre deux rangées de bananiers (en rang), ou disposés là où ils sont produits (aléatoire). D'autre part, il existe actuellement plusieurs modes de gestion de la végétation adventices, herbicides, fauchage ou implantation d'un couvert monospécifique, qui modifient également la composition et la configuration des habitats dans la parcelle. Les bananeraies subissent des dommages importants du charançon *Cosmopolites sordidus* qui dépose principalement ses œufs à la base du bananier (Gold et al., 2001). Selon Gold et al. (2001), les œufs peuvent être la cible des prédateurs durant les 4-7 jours de leur développement. L'intensité de l'activité des prédateurs du charançon à la base du pied de bananier est donc importante pour sa régulation. Pour cette étude, nous avons ciblé deux espèces de dermaptères généralistes du genre *Euborellia* que l'on retrouve en Martinique, *Euborellia caraibea* (Hebard) et *Euborellia annulata* (= *stali*) (Dohrn). La première, *E. caraibea* est connue pour être un prédateur potentiel du charançon (Mollot et al., 2014). *E. annulata*, qui a été observée dans les mêmes habitats qu'*E. caraibea*, présente une morphologie et une écologie similaires (cf. [section 2.3.3](#)). Nous avons donc combiné ces deux espèces dans nos analyses. Comme beaucoup de dermaptères sont hygrophiles et sensibles à la dessiccation, nous faisons l'hypothèse que les résidus constituent un habitat favorable pour ces deux dermaptères, et que le sol nu, au contraire leur serait très défavorable. Le rôle des couverts est plus incertain bien qu'il y ait des preuves que les couverts puissent fournir des ressources trophiques aux dermaptères *E. caraibea* (Duyck et al., 2011; Mollot et al., 2014).

Dans ce chapitre, nous avons donc étudié comment différentes organisations spatiales des couverts au sol d'une bananeraie pouvaient influencer l'activité-densité des dermaptères du genre *Euborellia* sur les bananiers. Nous avons donc cherché i) à identifier les habitats de ces dermaptères en mesurant leur abondance et leur activité-densité dans différents habitats, ii) à évaluer s'il y avait un effet de l'organisation spatiale de ces habitats dans la parcelle sur l'activité-densité des dermaptères aux pieds des bananiers en cartographiant les habitats à proximité de bananiers dans des plantations à organisations spatiales contrastées. Cette étude a été conduite par Iris Abu Baker, une étudiante en 2^e année de master, que j'ai encadrée avec Mathieu Coulis (poste) en Martinique.

2.2. Matériels et méthodes

2.2.1. Sélection des parcelles de bananeraies diversifiées

Huit parcelles de bananeraies situées dans 4 exploitations de la plaine du Lamentin en Martinique ont été sélectionnées. Cette proximité géographique permet de maintenir une relative homogénéité au niveau des conditions pédoclimatiques. Les sols des parcelles sélectionnées étaient donc caractérisés par des ferrisols, des sols bruns à montmorillonite et des sols alluviaux. Les expérimentations se sont déroulées sur 4 semaines du 23 mai au 9 juin 2017. Durant cette période, les températures journalières sur le Lamentin ont oscillé entre des minimales de $25.6 \pm 1^\circ\text{C}$ et des maximales de $30.8 \pm 0.8^\circ\text{C}$. Les précipitations ont été légèrement plus variables avec $4.2 \pm 9.6\text{mm}$ de précipitations en moyenne par jour, un maximum de 41 mm et de 3 jours consécutifs sans précipitations. L'ensemble des parcelles étaient cultivées pour la production de bananes dessert (cultivar Cavendish), en production depuis 3 cycles au minimum (environ 2 ans après plantation) et avec une densité comprise entre 1440 et 1850 bananiers/ha. Les exploitations agricoles sélectionnées étaient situées dans un contexte paysager constitué principalement d'autres bananeraies.

Chacune des 8 parcelles a été choisie dans un gradient de parcelles diversifiées dans le but d'obtenir des organisations spatiales contrastées des habitats entre parcelles et à l'intérieur de celles-ci. Pour établir ce gradient, nous nous sommes appuyées sur des entretiens préliminaires de planteurs et la visite de

CHAPITRE 2

leurs parcelles pour identifier un certain nombre de pratiques pouvant influencer l'organisation spatiale des habitats. Parmi ces pratiques, nous avons pu identifier la gestion d'un couvert végétal spontané ou implanté, en tapis uniforme ou en patchs, ou bien le dépôt de résidus de bananiers aléatoire ou organisé en bandes dans un interrang sur deux (**Fig. II- 4** et **Tableau II- 1**).

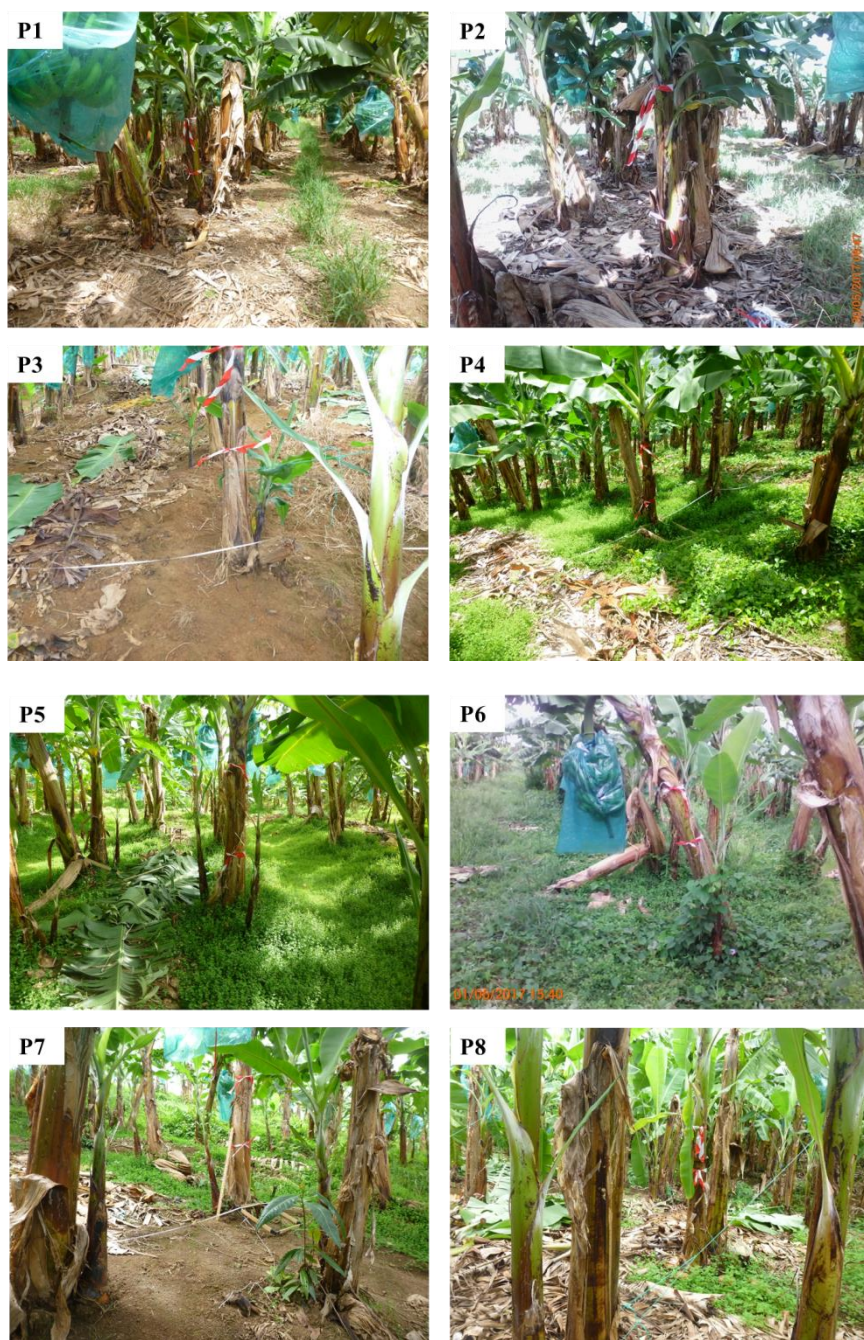


Fig. II- 4: parcelles sélectionnées P1 à P8 (photos Iris Abu Baker)

Tableau II- 1 : caractéristiques et modalités des pratiques agricoles dans les parcelles échantillonnées.

Parcelle	Exploitation	Commune	Type de sol	Age des parcelles	Gestion végétale	Type végétaux	Structure des végétaux	Gestion résidus
P1	E1	Le Lamentin	Alluvions	3 ans	couvert spontanée	-	rang	aléatoire
P2	E1	Le Lamentin	Alluvions	2 ans	couvert spontanée	-	rang	aléatoire
P3	E2	Le François	Ferrisols, sols bruns à montmorillonite	> 3 ans	herbicide	quasi-absent	quasi-absent	rang
P4	E2	Le François	Ferrisols, sols bruns à montmorillonite	> 3 ans	couvert planifié	<i>Drymaria cordata</i>	tapis	rang
P5	E3	Le Lamentin	Alluvions	> 15 ans	couvert planifié	<i>Drymaria cordata</i>	tapis	rang
P6	E1	Le Lamentin	Alluvions	3 ans	couvert spontanée	-	tapis	aléatoire
P7	E2	Le François	Ferrisols, sols bruns à montmorillonite	3 ans	herbicide	-	patch	rang
P8	E4	Le Lamentin	Alluvions	> 15 ans	herbicide	-	patch	aléatoire

2.2.2. Caractérisation de l'organisation spatiale des habitats dans les parcelles

L'organisation spatiale des parcelles a été mesurée *in situ* via l'échantillonnage de 5 placettes de 11 x 11 unités d'observations de 0,5 x 0,5 m (0,25 m²), centrées sur un bananier central (**Fig. II- 5**). L'étendue de la placette d'échantillonnage est donc un carré de 5,5 x 5,5 m (30,25 m²). La taille des unités d'observations a été choisie afin d'obtenir une résolution suffisante pour modéliser le détail de l'organisation des habitats dans la parcelle, tout en minimisant l'effort d'échantillonnage. Au final, 40 placettes ont été échantillonnées au début ou à la fin de la période de piégeage (cf. **section 2.2.4**). La distribution des placettes au sein d'une parcelle a été déterminée arbitrairement dans chaque parcelle agricole avec les contraintes suivantes : être espacées entre elles de 10 m minimum et être à plus de 10 m de la bordure de la parcelle, afin de limiter les effets d'interaction et les effets de bordure, respectivement (voir coordonnées GPS **Annexe B**).

Pour chaque unité d'observation, l'occupation du sol a été caractérisée par l'occupation du sol dominante (*i.e.* > 50%), parmi les 4 catégories suivantes : «sol nu», «résidus», «couvert», ou «bananier». Une classification plus précise des couverts végétaux («couvert») et des résidus de bananier («résidus») a été effectuée pour d'éventuelle vérification ou approfondissement ultérieurs, mais ne sera pas décrite ici. La catégorie «couvert» inclut des couverts implantés monospécifiques (*Drymaria cordata*) ou spontanés identifiés partiellement (principalement *Cleome rutidosperma*, cf. **Annexe C&D**). La catégorie «résidus» inclut des tas de feuilles, de pseudo-troncs et de quelques régimes de bananiers en décomposition (cf. **Annexe D**). Les catégories «résidus», «couvert» et «bananier» représentent les habitats potentiellement favorables aux dermaptères.

Pour évaluer l'organisation spatiale des habitats à l'intérieur de la parcelle, nous avons considéré la quantité de chaque occupation du sol présente à plusieurs niveaux (**Fig. II- 5**). Celui de la parcelle, qui est celui ciblé habituellement par les stratégies de manipulation des habitats, celui de la placette et celui du voisinage du bananier central (8 unités d'observation voisines). La proportion des occupations des sols dans la parcelle est une estimation faite à l'aide des 5 placettes échantillonnées. La distance du bananier central à une occupation du sol la plus proche a également été calculée pour tenir compte de la structure spatiale au niveau de la placette. Nous avons ciblé les métriques associées au sol nu (*nS*, *pS*,

dS et PS), qui représentent a priori à l'occupation du sol la plus défavorable, et aux résidus de bananiers (nR , pR , dR et PR), qui représentent a priori l'habitat le plus favorable (Fig. II- 5). La proportion de sol nu représentant la surface qui n'est pas couverte par des habitats favorables potentiels, considérer son effet revient également à considérer l'effet de la proportion de ces habitats favorables.

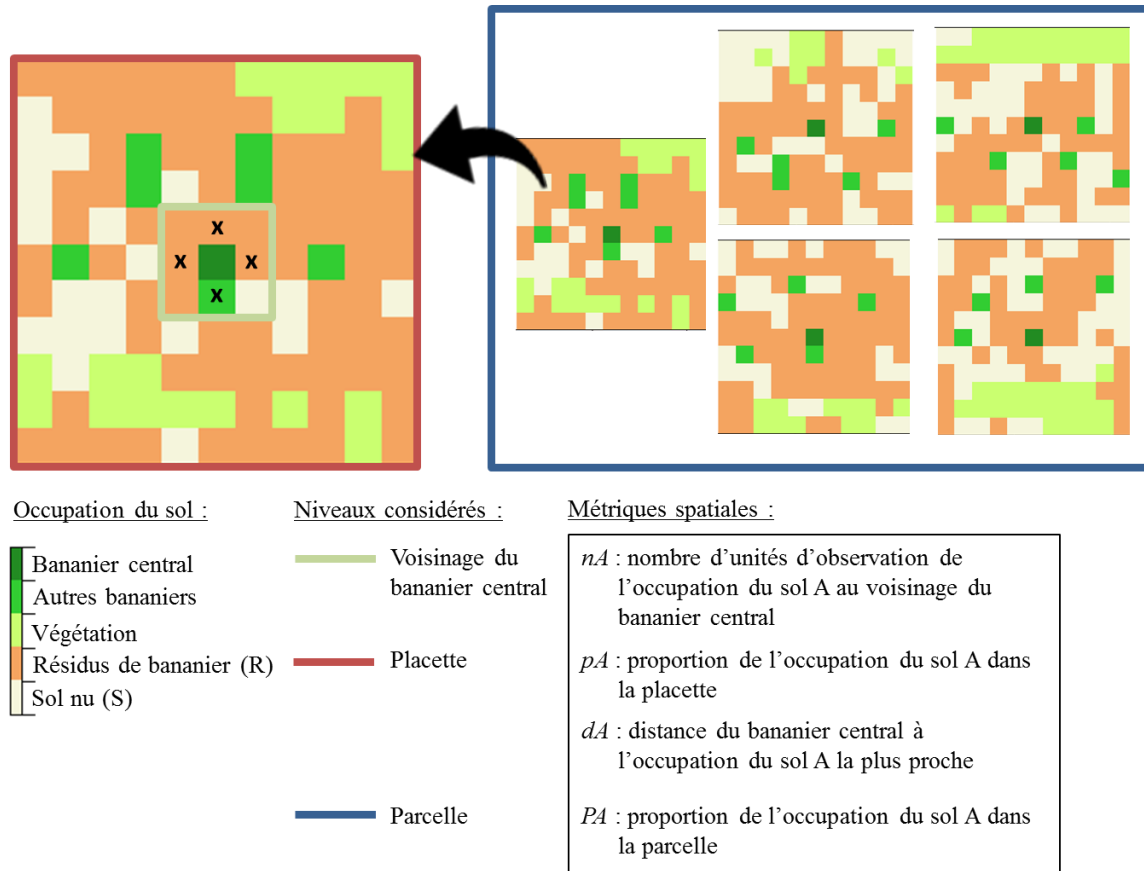


Fig. II- 5 : Dispositif expérimental pour la caractérisation de l'organisation spatiale des habitats dans les parcelles. Exemples de placettes pour une parcelle et calcul des métriques pour chaque habitat. Les croix représentent la localisation des pièges Barber.

2.2.3. Mesure de l'abondance des arthropodes selon l'occupation du sol

Sur chacune des 8 parcelles, une mesure d'abondance a été réalisée dans chacun des 3 types d'habitats (résidus, couvert végétal et sol nu) avec la méthode des quadrats (Fig. II- 6) (Zaller et al., 2015). Vingt-quatre prélèvements de 1 cm de sol, en plus des résidus et couverts végétaux en partie supérieure, ont été effectués en journée à l'aide d'un quadrat en métal de 25 x 25 cm (1/16 m²). Les arthropodes ont été extraits par la méthode de Tullgren (Crossley et Blair, 1991) via un séchage au soleil des prélèvements dans des entonnoirs, disposés au-dessus de pots de collecte remplis d'alcool à 70 °C. Tous les échantillons d'arthropodes ont été conservés. Dans cette thèse, cependant, nous ne nous intéresserons qu'aux dermptères parmi les arthropodes récoltés. Vue l'activité nocturne des dermptères présumés (cf. section 1.3), cette mesure d'abondance est surtout une indication des choix d'habitats refuges pour les dermptères en journée.



Fig. II- 6 : photo d'un quadrat après prélèvement de la biomasse dans un couvert végétal (Photos Iris Abu Baker).

2.2.4. Mesure de l'activité densité des dermaptères au pied des bananiers

L'activité-densité des dermaptères au pied de chaque bananier central des 40 placettes (8 parcelles x 5 placettes) a été mesurée par piégeage Barber à la base de chaque pied. On appelle activité-densité ce type de piégeage, car il ne mesure pas seulement l'abondance des espèces dans un milieu donné, mais également leur activité (Hancock et Legg, 2012), autrement dit leur activité de prospection.

Un piège de ce type a été disposé pour chaque placette dans chacune des 4 unités d'observation encadrant le bananier central (Fig. II- 5). L'occupation du sol de ces unités d'observation a été relevée lors de la catégorisation des placettes et associée à chaque piège. Un piège Barber est constitué d'un gobelet en plastique transparent de 7 cm de diamètre et 8,3 cm de hauteur, qui a été rempli au tiers de solution de 35g/L de NaCl pour leur conservation et de 0,5% de savon pour casser la tension superficielle du liquide (Fig. II- 7). Le piège est recouvert d'un toit en plastique destiné à empêcher la pluie et les fragments végétaux de le remplir prématurément. Toutes placettes confondues, 160 pièges Barber ont été posés, à raison de 20 par parcelle. Les pièges ont été posés entre le 23/05/2017 et le 09/06/2017, collectés 7 jours après, et les spécimens placés dans un flacon contenant de l'alcool à 70°, afin de les conserver jusqu'à leur identification en laboratoire.

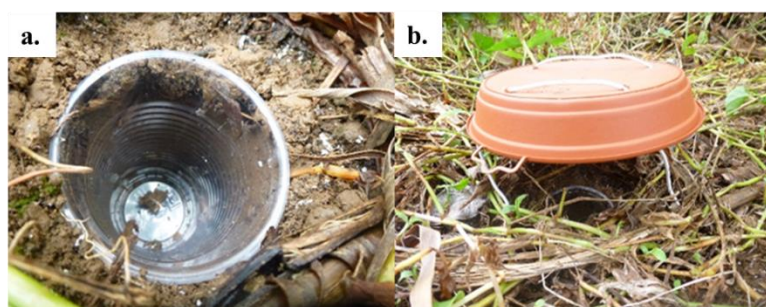


Fig. II- 7 : photos des pièges Barber avec a. le positionnement du gobelet et b. le toit de protection (photos Iris Abu Baker).

2.2.5. Identification des dermaptères

Les insectes du genre *Euborellia*, *E. annulata* et *E. caraibea* ont été identifiés à l'aide des descriptions fournies par Brindle (1971). Les stades nymphaux ont pu être identifiés au niveau du genre, mais pas de l'espèce. Les adultes et les nymphes des deux espèces ont été considérés simultanément pour les deux mesures d'abondance et d'activité-densité. L'ensemble des arthropodes capturés au sein des quadrats ou des pièges Barber a été conservé pour des analyses ultérieures.

2.2.6. Analyse des données

Pour les analyses statistiques, le logiciel R version 3.5.0 (R Core Team, 2018) et les packages *lme4* (Douglas et al., 2015) ont été utilisés.

Nous avons d'abord observé la variation d'organisation spatiale des habitats obtenue entre les parcelles et à l'intérieur de celles-ci, notamment en évaluant la corrélation deux à deux de l'ensemble des métriques associées au sol nu et aux résidus à l'aide du test de corrélation de Pearson.

Pour identifier les habitats des dermaptères, nous avons testé l'effet de l'occupation du sol sur les deux techniques de piégeage. D'une part, pour identifier ses refuges en journée, nous avons testé l'effet des différentes occupations du sol du quadrat (résidus, couvert ou sol nu) sur l'abondance des dermaptères (méthode des quadrats). Pour cela, nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé mixte (fonction *glmer* du package *lme4*) ajusté au moyen d'une loi de Poisson avec l'abondance des dermaptères en variable à expliquer, l'occupation du sol en variable explicative, la parcelle en variable d'effet aléatoire. Nous avons également regardé l'effet sur l'abondance de la proportion en sol nu par parcelle (*PS*), en l'ajoutant dans un deuxième modèle en variable explicative avec interaction avec l'occupation du sol. D'autre part, nous avons testé l'effet de l'occupation du sol sur l'activité-densité des dermaptères au niveau du piège au moyen d'un modèle linéaire généralisé mixte ajusté au moyen d'une loi de Poisson avec la placette en variable d'effet aléatoire niché dans la parcelle et l'occupation du sol en variable explicative. Un deuxième modèle similaire a été utilisé avec en plus la proportion de sol nu dans la placette (*pS*) en variable explicative. Dans ce cas, les effets d'interaction entre les deux variables 'occupation du sol' et '*pS*' ont été considérés pour voir si le niveau du piège pouvait être affecté par des niveaux supérieurs.

Afin de tester si les résultats trouvés au niveau du barber se retrouvaient au niveau du bananier, nous avons testé l'effet de la proportion de sol nu à l'échelle de la placette (*pS*) et du nombre de voisins avec résidus (*nR*), ainsi que leur interaction sur l'activité-densité des dermaptères au pied des bananiers, au moyen d'un modèle linéaire généralisé ajusté avec une loi de Poisson. La variable expliquée était la somme des dermaptères trouvés dans les 4 pièges Barber autour de chaque bananier.

2.3. Résultats

2.3.1. Organisation spatiale des habitats intra-parcellaire dans les bananeraies échantillonnées

Les parcelles échantillonnées ont permis d'obtenir un large panel de proportions de chaque habitat à l'échelle de la parcelle, mais pas de la placette (**Fig. II- 8a ; Annexe E**). Seule la proportion de bananiers semble stable entre les parcelles (2.5 % à 8.3 %), ce qui est cohérent avec les informations de densité données par les planteurs. On observe une variation relativement importante de la proportion en résidus entre les placettes (*pR* de 6.6 % à 71.9 %) et entre les parcelles (*PR* de 18.3 % à 66.9 %). Les parcelles choisies ont permis de faire varier également la proportion de sol nu entre placettes (*pS* de 0.0 % à 66.9 %) et entre parcelles (*PS* de 0.0 % à 63.1 %). Les métriques spatiales au niveau de la placette sont fortement corrélées deux à deux pour chaque occupation du sol considérée séparément (**Fig. II- 8b**). Nous avons donc sélectionné deux métriques non corrélées représentant chaque occupation, la proportion de sol nu dans la placette (*pS*) et le nombre de voisins résidus (*nR*), pour représenter la variation d'organisation spatiale obtenue.

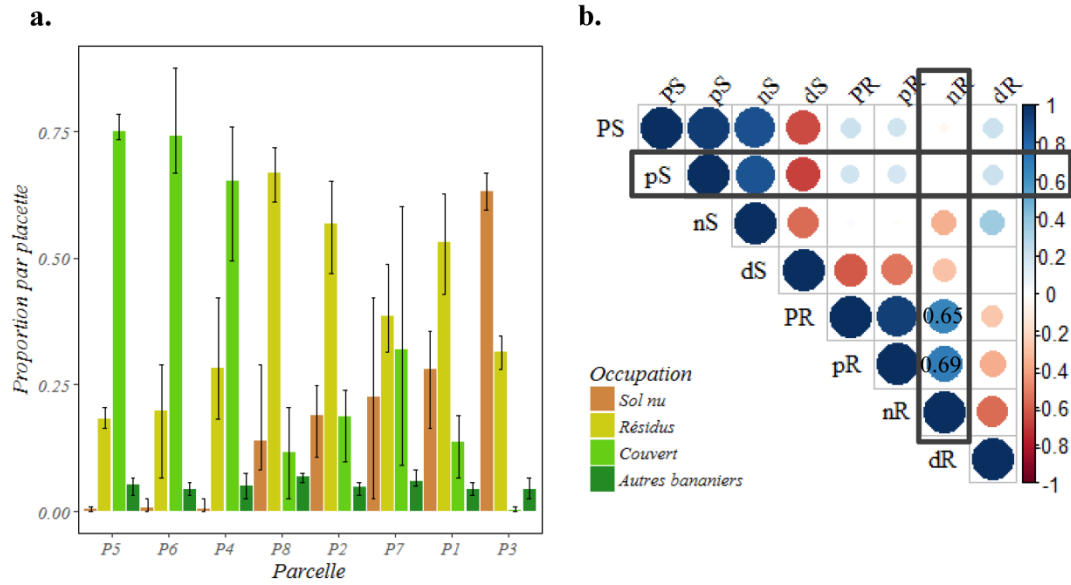


Fig. II- 8 : a. Proportion de chaque occupation du sol obtenues dans les parcelles sélectionnées. Les barres de couleur indiquent les moyennes par parcelle. Les barres noires représentent les valeurs minimales et maximales entre les placettes de chaque parcelle. b. Matrice des corrélations entre l'ensemble des métriques spatiales. Sélection de deux métriques non corrélées (cadres noirs) représentant les variations de résidus (*nR*) et de sol nu (*pS*).

Pour information, les valeurs des autres métriques (*nR*, *nS*, *dR* et *dS*), ainsi que d'autres métriques calculées à partir de la caractérisation des placettes sont placées en annexe (**Annexe D**) : le nombre de catégories végétales différentes identifiées, le nombre d'unités d'observation avec un couvert végétal non identifié, la présence d'une espèce végétale dominante et le nombre d'unités d'observation avec des pseudo-troncs.

2.3.2. Abondance des dermaptères dans les quadrats

Au total, 28 *Euborellia*, dont 3 adultes *E. caraibea*, ont été piégés par la méthode d'échantillonnage des quadrats dans 6 des 8 parcelles (**Fig. II- 9**). Le type d'occupation du sol affecte significativement l'abondance de dermaptères ($\chi^2 = 16.54$, $p\text{-value} < 10^{-3}$); L'abondance est significativement plus importante dans les résidus que dans les couverts végétaux (comparaison résidus - couvert : estimation 1.48 ± 0.49 , $p\text{-value} = 0.007$) et dans le sol nu (comparaison sol nu - résidus : estimation -3.09 ± 1.02 , $p\text{-value} = 0.006$) (**Fig. II- 10**). Nous avons trouvé plus de dermaptères dans les couverts que dans le sol nu, mais la différence n'est pas significative (comparaison sol nu – couvert : estimation -1.61 ± 1.10 , $p\text{-value} = 0.29$). L'occupation du sol explique la majorité de la variation (R^2 marginal ≈ 0.58), mais une part non négligeable de la variation en nombre de dermaptères est expliquée par les parcelles (R^2 conditionnel = 0.74 ; soit $0.74 - 0.58 = 0.16$). L'ajout de la proportion de sol nu dans la parcelle *PS* en variable explicative n'a ni amélioré la variance expliquée (R^2 marginal = 0.58), ni eu d'effet significatif sur l'abondance en dermaptères (*PS* : $\chi^2 = 10^{-1}$, $p\text{-value} = 0.99$; *PS:occupation* : $\chi^2 = 0.30$, $p\text{-value} = 0.86$).

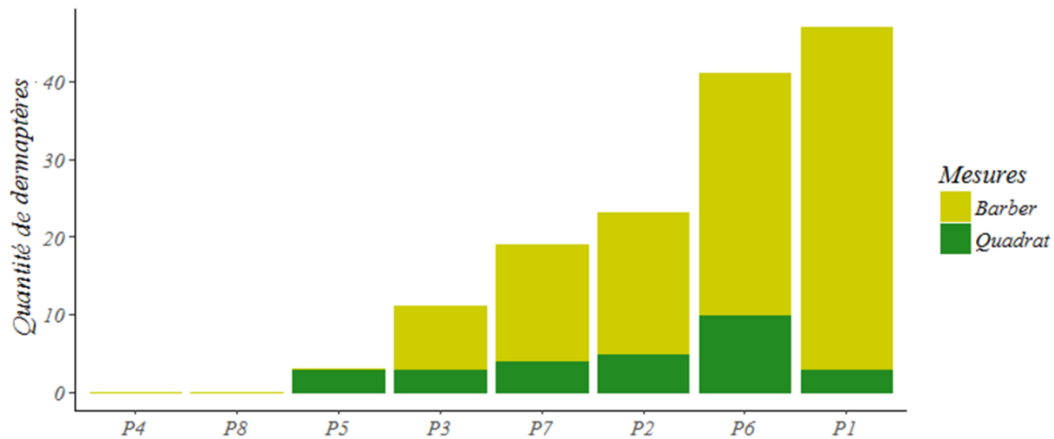


Fig. II- 9 : Quantité totale de dermaptères capturés par les deux méthodes de capture selon les parcelles (pièges Barber et quadrats).

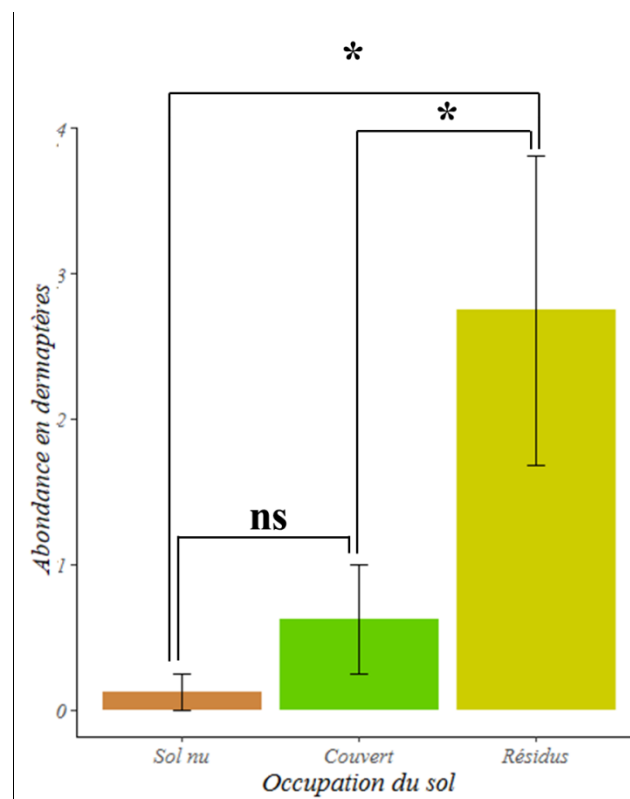


Fig. II- 10 : Effet de l'occupation du sol sur l'abondance des dermaptères trouvés (quadrats). Les barres indiquent des moyennes par occupation du sol et les écarts types sont représentés avec des barres d'erreur noires. « ** » pour une p-value < 0.01, « ns » pour une p-value > 0.05.

2.3.3. Activité-densité des dermaptères au voisinage d'un bananier.

Niveau du piège

Au total, 116 individus *Euborellia*, dont 63 nymphes, 34 adultes *E. annulata* et 19 adultes *E. caraibea*, ont été piégés dans les pièges Barber dans 5 des 8 parcelles (Fig. II- 9). Les deux espèces ont été trouvées simultanément dans une même parcelle. L'activité-densité des dermaptères est significativement plus importante dans les couverts ou le sol nu que dans les résidus (Tableau II- 2 et Fig. II- 11). Cependant, une partie majoritaire de la variance reste expliquée par les effets aléatoires (R^2 marginal = 0.02, R^2 conditionnel = 0.79), ce qui signifie que l'occupation du sol explique seulement une petite partie de la

CHAPITRE 2

variation de l'activité-densité mesurée par rapport à la variabilité mesurée entre les placettes et les parcelles. Aucun effet de la proportion en sol nu pS sur l'activité densité dans les pièges Barber n'a pu être constaté (**Tableau II- 2**).

Tableau II- 2 : Model linéaire généralisé mixte de l'effet de l'occupation du sol au niveau du piège (*occupation*) et la proportion de sol nu dans la placette (*pS*) sur la quantité de dermaptères capturés dans les pièges Barber.

Modèles	Estimation	chi ²	p-value	R ² marginal	R ² conditionnel	AIC
(1) dermaptères ~ <i>occupation</i>						
<i>occupation</i>		13.884	***	0.02	0.78	329.21
Résidus - Couvert	-0.87 ± 0.34		0.02*			
Sol nu - Couvert	0.17 ± 0.40		0.90			
Sol nu - Résidus	1.05 ± 0.32		**			
(2) dermaptères ~ <i>occupation</i> + <i>pS</i> + <i>occupation</i> : <i>pS</i>						
<i>occupation</i>		11.910	0.003**	0.05	0.79	329.59
<i>pS</i>	1.58 ± 0.52	0.161	0.688			
<i>occupation</i> : <i>pS</i>		4.309	0.116			

« *** » pour une p-value < 0.001 « ** » pour une p-value < 0.01, « * » pour une p-value < 0.05, « ns » pour une p-value ≥ 0.05.

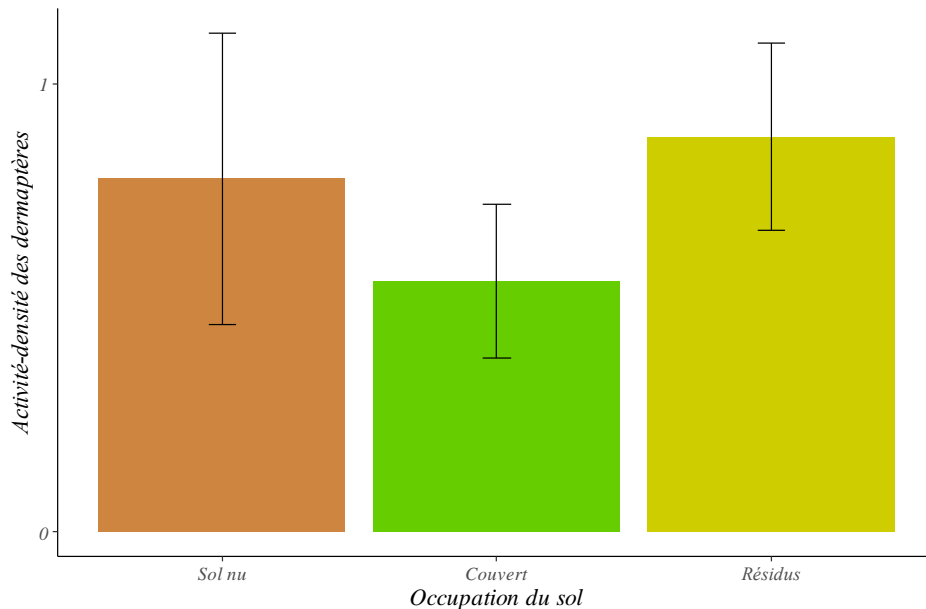


Fig. II- 11 : Effet de l'occupation sur sol au niveau du piège sur l'activité-densité des dermaptères (pièges Barber).

Niveau du bananier

Au niveau du bananier, seul le nombre de voisins résidus (nR) a eu un effet positif et significatif sur l'activité densité des dermaptères, c'est-à-dire la somme des dermaptères capturés dans les 4 pièges Barber (**Tableau II- 3** et **Fig. II- 12**).

Tableau II- 3 : Modèles linéaires généralisés du nombre de voisins résidus (nR) et la proportion de sol nu dans la placette (pS) sur la quantité de dermaptères capturés dans les pièges Barber.

Modèles	Estimation	chi ²	p-value	R ²	AIC
(1) dermaptères ~ $nR + pS + nR:pS$				0.116	267.88
nR	0.14 ± 0.07	25.471	***		
pS	0.20 ± 0.71	0.932	0.3345		
$nR:pS$	0.16 ± 0.26	0.413	0.5207		
(2) dermaptères ~ nR				0.123	265.22
nR	0.18 ± 0.03	25.534	***		

« *** » pour une p-value < 0.001 « ** » pour une p-value < 0.01, « * » pour une p-value < 0.05, « ns » pour une p-value > 0.05.

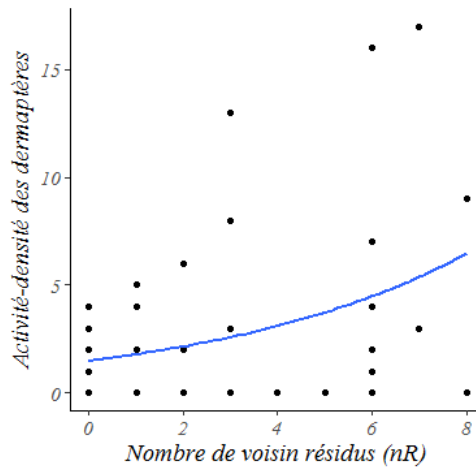


Fig. II- 12 : Effet du nombre de voisins résidus de bananier (nR) sur l'activité densité des dermaptères au niveau du bananier (somme des 4 pièges). La ligne bleue représente la valeur estimée par le modèle linéaire généralisé (2) (Tableau II- 3).

2.4. Discussion

Cette étude nous a permis, dans un premier temps, de confirmer le caractère favorable des résidus pour les dermaptères du genre *Euborellia*, *E. carabea* et *E. annulata*. Les dermaptères sont particulièrement abondants dans les résidus en journée (quadrats), probablement pour s'y réfugier en journée (**Fig. II- 10**). Ces résultats confirment nos observations sur le terrain et les connaissances sur les préférences des dermaptères pour les milieux humides (cf. **section 1.3**).

Dans un deuxième temps, nous avons pu constater un effet de l'organisation spatiale des résidus sur l'activité-densité aux pieds des bananiers (somme des 4 pièges Barber). Nous avons trouvé une augmentation d'environ 20% de dermaptères par unité d'observation voisine supplémentaire de résidus (**Tableau II- 3**, modèle 2 : $e^{0.18} = 20\%$). Ce résultat semble montrer l'importance de la présence de résidus à proximité des bananiers pour qu'ils soient visités par ces prédateurs, et donc pour obtenir un meilleur CBC. Cependant, les métriques spatiales associées aux résidus étaient également fortement corrélées entre elles (jusqu'à 69% entre le nombre de voisins et celles au niveau supérieur ; **Fig. II- 8b**). Dans ces conditions, il est difficile de distinguer l'effet du voisinage immédiat du bananier que nous

avons mesuré, de celui inter-bananier (niveau placette) ou celui intra-parcelle (niveau parcelle). En particulier, la faible variation spatiale intra-parcellaire en comparaison de la variation inter-parcellaire, ne nous a pas permis de regarder l'effet de la configuration intra-parcellaire des résidus (pS) indépendamment de leur proportion dans la parcelle (PS). Ainsi les différences de piégeages peuvent résulter à la fois de différence d'activité et d'abondance dans la parcelle, sans que l'on puisse les distinguer entre les deux. La présence observée de dermaptères aux abords des bananiers qui sont entourés de résidus pourrait donc être également liée à une plus grande abondance de dermaptères dans les parcelles qui ont plus de résidus. Par ailleurs, nous avons pu constater une activité-densité aux pieds des bananiers légèrement plus importante dans le sol nu et les couverts que dans les résidus (**Tableau II- 2**). Bien que l'effet soit faible, on aurait pu s'attendre à une activité-densité également plus forte sur les résidus au vu de l'effet positif des résidus sur l'abondance. Cette diminution de l'activité-densité pourrait cependant s'expliquer par une vitesse déplacement plus faible dans les résidus qui sont constitués d'empilements de feuilles en décomposition denses et complexes. En effet, il est reconnu que la vitesse de déplacement affecte également positivement l'intensité de capture d'une espèce par la méthode des pièges Barber (Engel et al., 2017).

Dans cette étude, nous avons pu confirmer la présence de dermaptères sur 6 des 8 parcelles de bananiers échantillonnées. Les dermaptères ont été capturés, cependant, en densité relativement faible avec 18.6 individus/m² (2 adultes/m²) en moyenne sur l'ensemble des quadrats. La différence de capture obtenue entre les types d'occupation du sol confirme également l'importance de bien choisir les habitats pour évaluer l'abondance au niveau de la parcelle. Ces résultats suggèrent que les quadrats dans les résidus sont plus informatifs pour évaluer l'abondance des dermaptères. Comme la méthode de Tullgren prend beaucoup de temps, nous n'avons pu réaliser qu'une seule mesure de quadrat dans les résidus par parcelle. Pour obtenir une meilleure estimation de l'abondance de dermaptères dans les parcelles, nos résultats suggèrent donc l'usage de plusieurs répétitions de quadrats disposés uniquement dans les résidus. Ces techniques de piégeage, cependant, sont lourdes expérimentalement et risqueraient d'impacter la population étudiée (Schirmel et al., 2010). Une méthode alternative serait éventuellement de réaliser un suivi des dermaptères par des techniques de capture-marquage-recapture, mais il faut pour cela avoir une probabilité importante de recapture des dermaptères (Turchin, 1998).



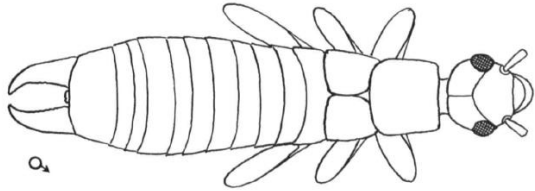
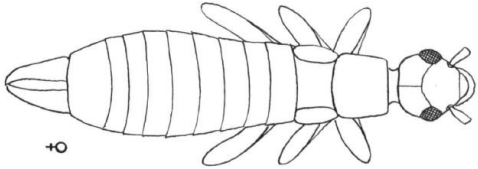
Cette étude, réalisée dans des bananeraies en production, nous a permis également d'acquérir des connaissances sur les différents habitats qui s'y trouvent et leur organisation dans la parcelle. Dans la phase préliminaire de prospection de bananeraies, nous avons pu identifier différents modes de gestion de la végétation et des résidus qui peuvent altérer l'organisation intra-parcellaire des habitats. On pouvait s'attendre, par exemple, à ce que la proportion de résidus dans la parcelle présente une plus faible variabilité, car la quantité de biomasse en décomposition par une bananeraie d'un certain âge et à densité égale de bananiers devrait être relativement stable puisque ses bananiers sont désynchronisés (Tixier et al., 2011). À l'inverse, les bananeraies échantillonnées présentent des proportions de résidus assez variables (**Fig. II- 8a**). À l'échelle des placettes, nous avons observé sur le terrain que les couverts végétaux pouvaient couvrir en partie les résidus. Ceci a pu diminuer artificiellement la proportion en résidus que nous avons notée en caractérisant les parcelles avec beaucoup de végétation (**Fig. II- 8a**). La gestion des résidus peut également expliquer cette variation de proportion puisque les plus fortes proportions en résidus semblent être atteintes lorsque les planteurs n'ont pas rassemblé les résidus préférentiellement en tas entre deux rangées de bananiers (disposition aléatoire) (**Tableau II- 1** et **Fig. II- 8a**). La différence de proportion pourrait alors s'expliquer simplement par cette différence d'étalement. Si l'effet des résidus sur les dermaptères se confirme, ces variations de proportion de résidus peuvent être intéressantes à prendre en compte pour la manipulation de ces prédateurs.

CHAPITRE 2

Cette étude est un travail préliminaire qui a permis de renforcer nos connaissances sur les dermaptères et leurs habitats dans les bananeraies de la Martinique, dont la préférence en termes de refuges et de déplacements semble aller d'abord vers les résidus, puis au couvert, suivi par le sol nu. Elle nous a permis d'observer quelques effets probables de l'organisation spatiale des résidus et du sol nu dans les bananeraies, mais d'autres expériences complémentaires sont nécessaires pour pouvoir véritablement conclure quant au rôle de l'organisation spatiale et du type de sol sur les dermaptères. Ces résultats confirment la difficulté d'évaluer les effets de l'organisation spatiale des habitats dans les bananeraies et donc l'intérêt d'adopter une approche de modélisation.

Annexes

A. Le genre *Euborellia*

	<i>Euborellia caraibea</i>	<i>Euborellia stali</i>
Photos individus capturés (chapitre 2 section 2) (Iris Abu Baker)		
Schéma morphologie (Brindle, 1971)		

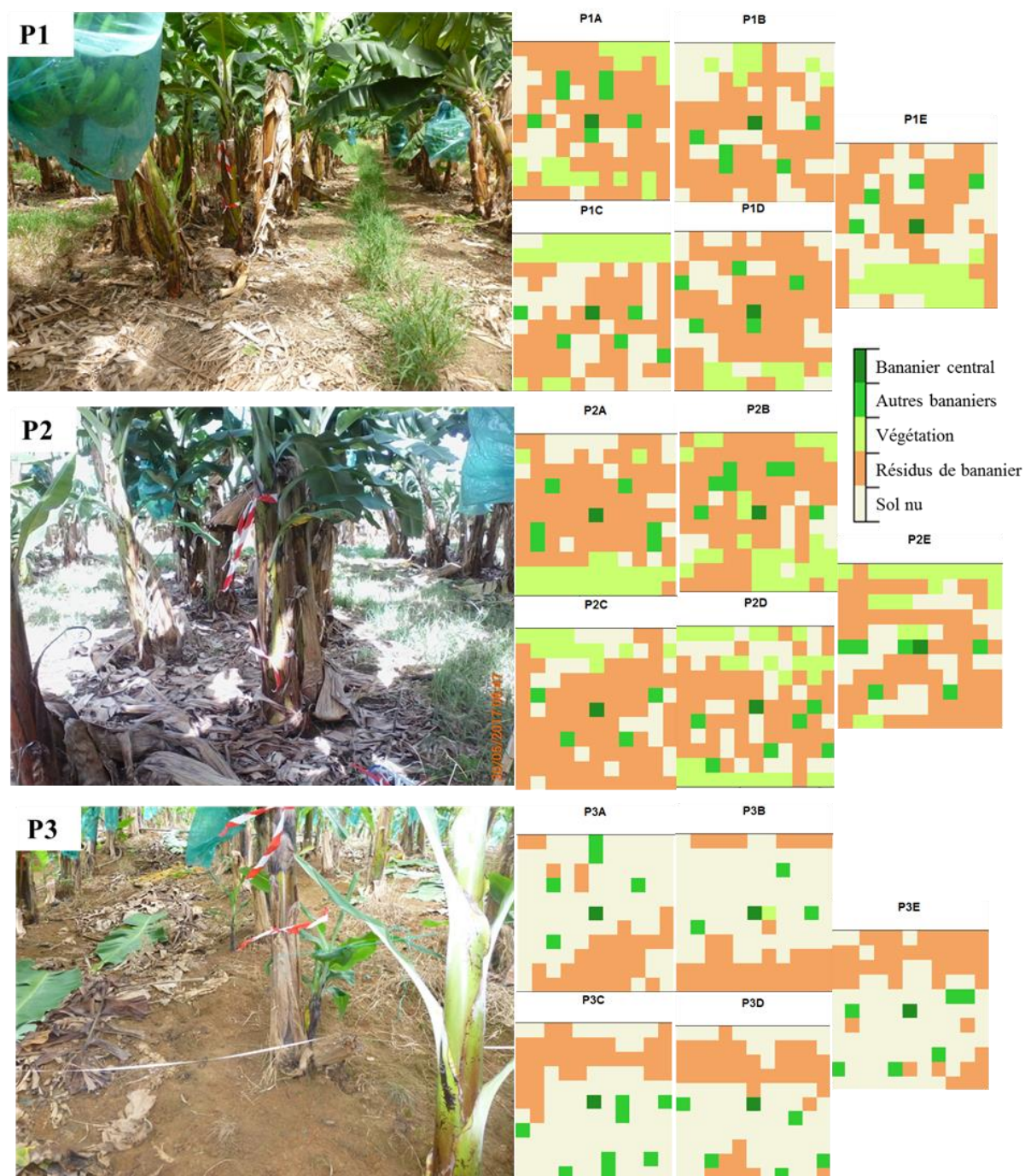
B. Coordonnées GPS des placettes

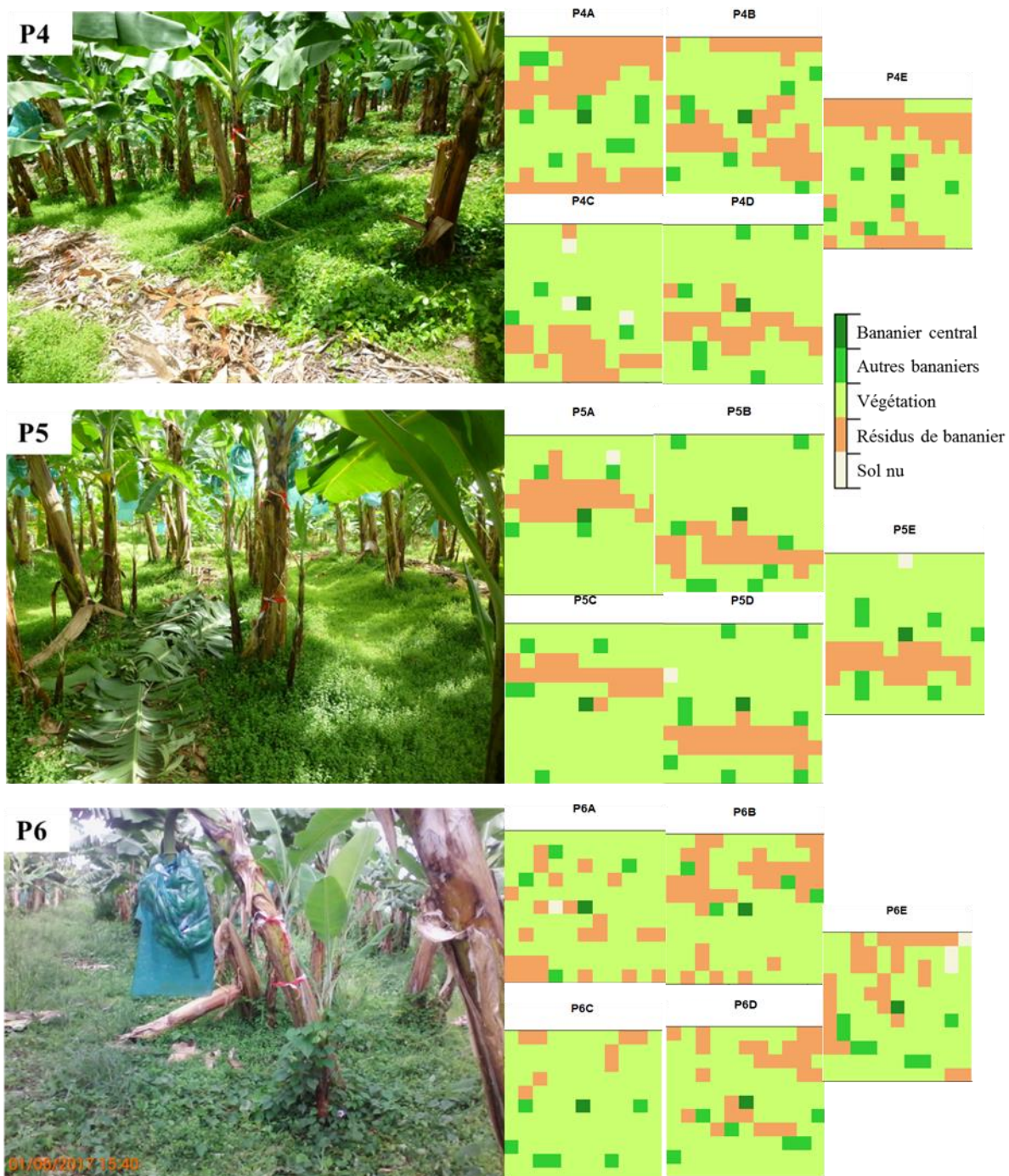
Placette	latitude (DD)	longitude (DD)
P1A	14,6138	-60,9761
P1B	14,6136	-60,9759
P1C	14,6134	-60,9759
P1D	14,6129	-60,9762
P1E	14,6120	-60,9760
P2A	14,6098	-60,9779
P2B	14,6094	-60,9782
P2C	14,6094	-60,9779
P2D	14,6089	-60,9781
P2E	14,6087	-60,9777
P3A	14,6245	-60,9324
P3B	14,6244	-60,9322
P3C	14,6241	-60,9321
P3E	14,6246	-60,9326
P3X	14,6240	-60,9321
P4A	14,6250	-60,9349
P4B	14,6249	-60,9349
P4C	14,6251	-60,9349
P4E	14,6249	-60,9347
P5A	14,6370	-60,9748
P5B	14,6370	-60,9746
P5C	14,6369	-60,9744
P5D	14,6371	-60,9750
P5E	14,6369	-60,9741
P6A	14,6025	-60,9949
P6B	14,6028	-60,9947
P6C	14,6028	-60,9930
P6D	14,6028	-60,9922
P6E	14,6028	-60,9927
P7A	14,6254	-60,9330
P7C	14,6250	-60,9326
P7D	14,6255	-60,9328
P7E	14,6255	-60,9327
P8A	14,6350	-60,9752
P8B	14,6350	-60,9753
P8C	14,6347	-60,9756
P8D	14,6346	-60,9758
P8E	14,6345	-60,9755

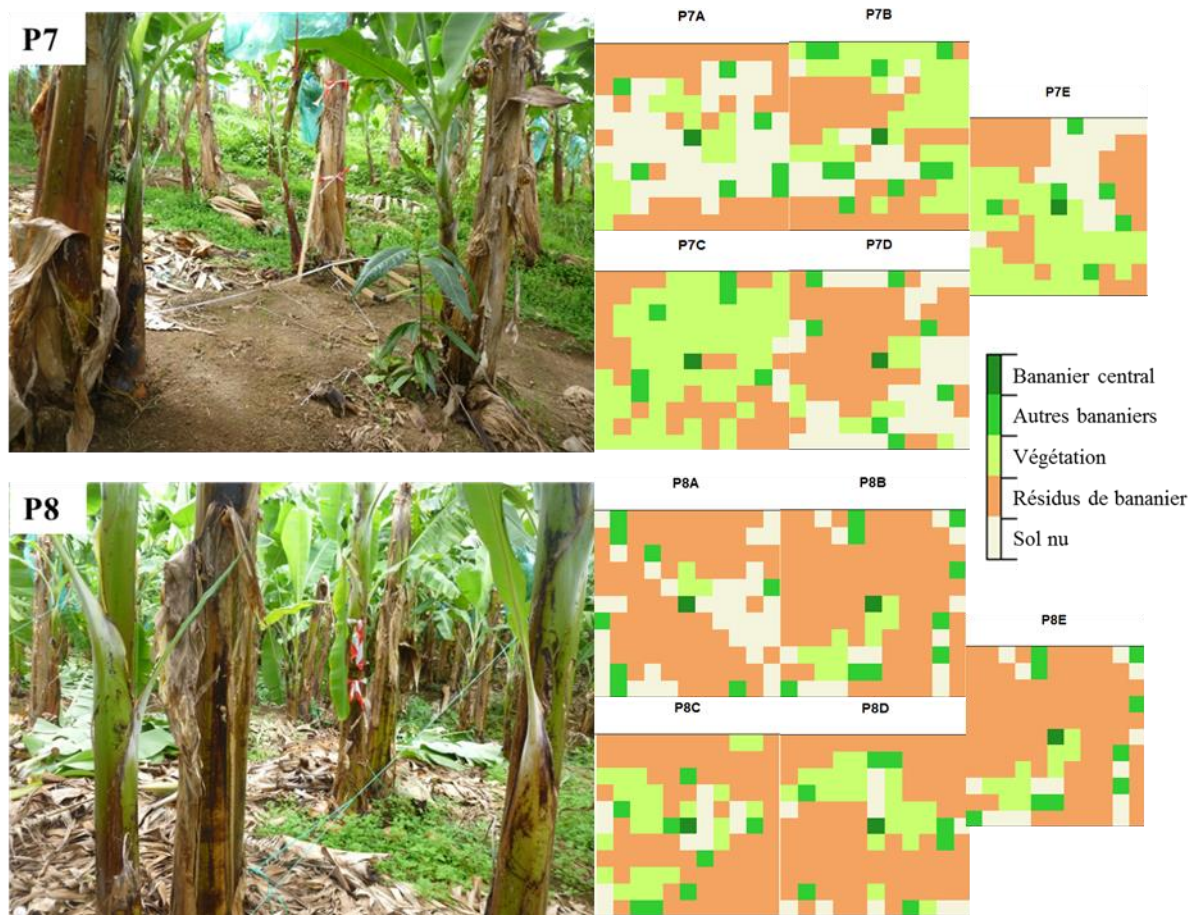
C. Classifications des occupations du sol

Code	Identification	Remarques (nom créole)
S	<i>Sol nu</i>	
Banancier		concerne pseudotrunc en production + rejets + R(B)
b	<i>banancier < 1 an</i>	
R	<i>Résidus de bananiers</i>	concerne résidus de culture (feuilles de bananier & pseudotrons) + résidus de couvert
r	<i>Résidus de couverts et pas de bananiers</i>	
Rp	<i>Résidus de bananiers: pseudotrunc</i>	concerne pseudotrons déposés < 2 semaines
R(B)	<i>Souche du pseudotrunc du cycle précédent</i>	
R(G)	<i>Régime en décomposition</i>	
V	<i>Couvert végétal non identifié</i>	ex: fauché, stades précoces...
P	<i>Poacea non identifiée</i>	ex: fauché, stades précoces...
P21	<i>Chloris radiata ou Digitaria bicornis</i>	(Ty-pyé poul ou Zéb fin)
E_i	<i>Eleusine indica</i>	(Pyé poul)
E_c	<i>Echinochloa colona</i>	(Zéb a diri)
Cb / Cd	<i>Commelinaceae spp</i>	(Zéb gra)
CP1	<i>Fimbristylis dichotoma</i>	
CP2	<i>Cyperus sphacelatus</i>	
S_ar	<i>Sorghum arundinaceum</i>	
S_ai	<i>Sporobolus airoides</i>	
D_c	<i>Drymaria cordata</i>	(Petit mouroon)
C_r	<i>Cleome rutidosperma</i>	(Kaya blanc)
C_h	<i>Clidemia hirta</i>	(Herbe cotelette)
L_c	<i>Lindernia crustacea</i>	
M_m	<i>Mikania micrantha</i>	(Lokaté)
M_c	<i>Momordica charantia</i>	(Pom kouli)
I_o	<i>Ipomoeae obscura</i>	
L1	<i>Liane non identifiée n°1</i>	
B1	<i>arbuste non identifié n°1</i>	
B2	<i>arbuste non identifié n°2</i>	

E. Caractérisation des placettes







Chapitre 3 : Effet de l'organisation spatiale des habitats dans les parcelles agricoles sur le contrôle biologique par conservation : une étude de modélisation individu-centrée

Avant-propos

Le chapitre 3 est présenté sous la forme d'un article qui a donné lieu à une publication dans la revue *Ecological Modelling*. Dans cet article, nous avons exploré au moyen d'une approche de modélisation comment l'organisation spatiale des habitats dans les bananeraies pouvait affecter le contrôle biologique par conservation (**Fig. I- 9**). Nous avons construit un modèle individu centré et spatialement explicite, appelé Foragescape, pour simuler les déplacements de prospection d'un arthropode prédateur terrestre généraliste, s'inspirant du modèle biologique *E. caraihea*. Les mouvements de prospection des prédateurs ont été basés sur des hypothèses simplificatrices : le mouvement est une marche aléatoire corrélée qui est modifiée par les habitats et les bordures entre les habitats. Les habitats non cultivés ajoutés dans les parcelles ont été considérés, avec les bananiers, comme favorables aux prédateurs : leurs mouvements y sont plus lents et sinueux. Le reste des habitats présents dans les parcelles est considéré comme défavorable (ex : sol nu). Les processus ayant lieu à des échelles spatiales et temporelles plus larges, telles que les dynamiques des populations, l'immigration ou l'émigration dans la parcelle, n'ont pas été considérés. Les patrons spatiaux des parcelles ont été construits et caractérisés à partir de concepts et de métriques issus de l'écologie du paysage (**Fig. I- 9**).

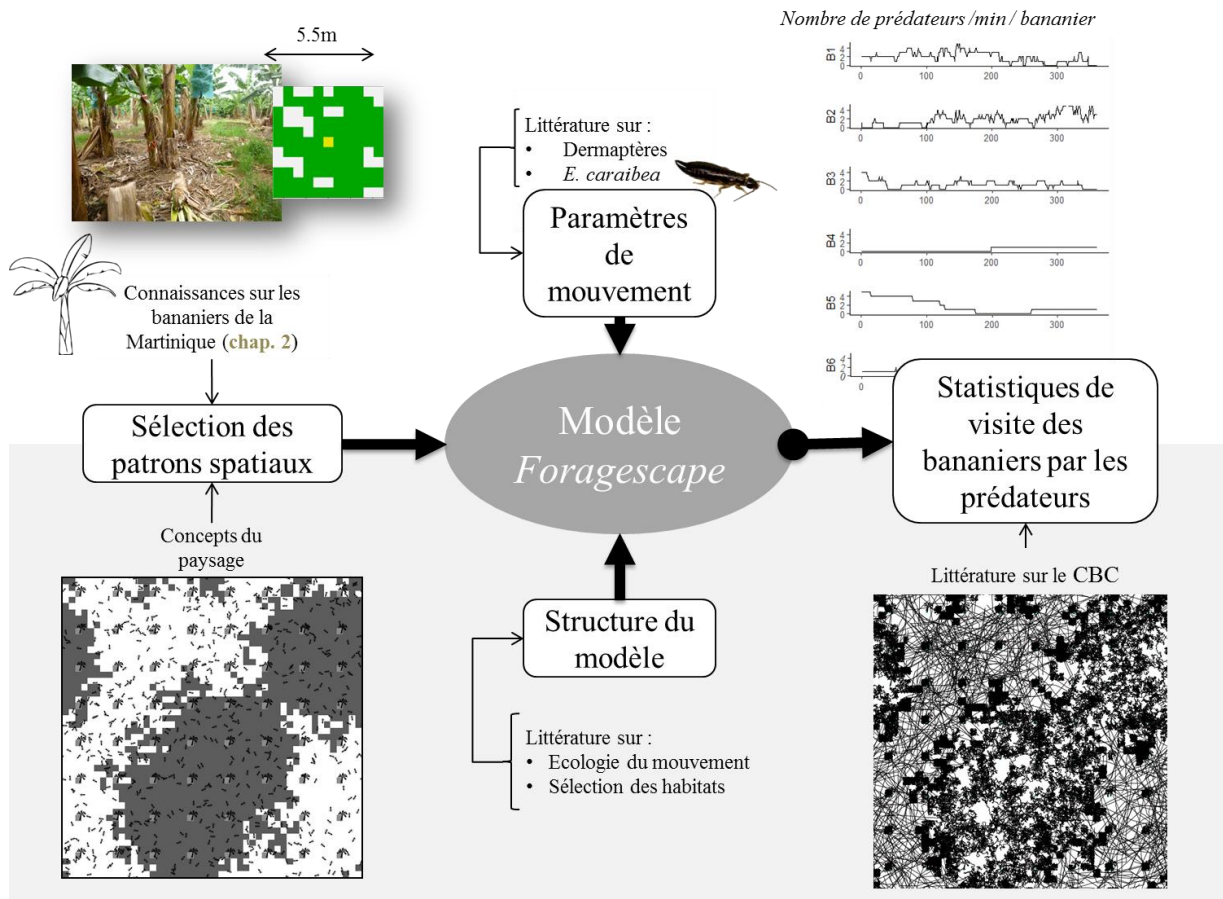


Fig. I- 9 : Schéma récapitulatif de la démarche du chapitre 3.

Dans cet article, nous avons trouvé que l'effet *per capita* des prédateurs était fortement affecté par la dilution spatiale des prédateurs, causée par l'addition des habitats non cultivés, mais que cet effet pouvait être partiellement ou complètement compensé par l'organisation spatiale des habitats non cultivés. Au niveau du bananier, le nombre d'habitats favorables voisins peu compenser cet effet de dilution en réduisant la durée d'absence des prédateurs sur les bananiers. Au niveau de la parcelle, les meilleurs patrons spatiaux, c'est-à-dire ceux où les bananiers ont été souvent visités par les prédateurs, étaient ceux avec des bandes d'habitats non-cultivés sur les lignes de plantation des bananiers. De manière générale, les résultats suggèrent que l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats non-cultivés peut être mobilisée pour minimiser l'effet de dilution.

Spatial organisation of habitats in agricultural plots affects per-capita predator effect on conservation biological control: an individual based modelling study

Collard, B^{a*,b,c}; Tixier, P^{b,c}; Carval, D^{b,c}; Lavigne, C^a; Delattre, T^a.

^aINRA, UR 1115 PSH, 84000 Avignon, France

thomas.delattre@inra.fr

claire.lavigne@inra.fr

^bCIRAD, UPR GECCO, F-34398 Montpellier, France.

^cGECCO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France.

tixier@cirad.fr

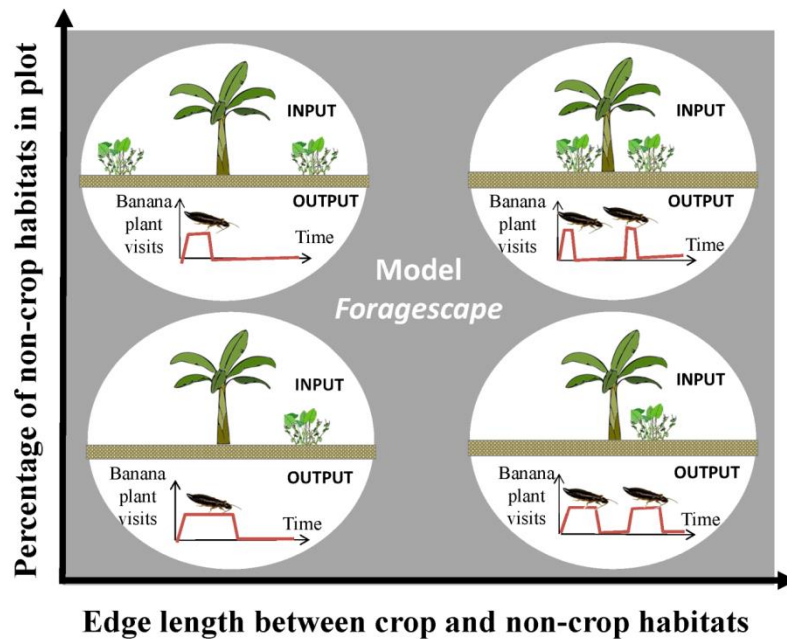
dominique.carval@cirad.fr

*author for correspondence

blanche.collard@gmail.com

INRA, UR 1115 INRA, Unité PSH, Domaine St Paul, Site Agroparc, 228 Route Aérodrome, F-84914 Avignon 9, France.

Graphical abstract



Abstract

A highly advocated approach to enhance pest control by indigenous predators is to add or maintain appropriate non-crop plant habitats in agrosystems. Although the addition of non-crop plant habitats can enhance the number of predators in crop by increasing their food resources or shelter, the effect is often insufficient to reduce pest abundance or damage. A number of explanations were identified in previous studies; the ability of such habitats to enhance predators, in particular, is affected by the spatial organisation of the habitats at the landscape level.

Here, we explore how intra-plot spatial patterns of non-crop habitats affect the per-capita predator effect on pest control. We use a spatially explicit and individual-based model to simulate the foraging movements of an earwig-like predator in a banana field. Predator movements within a day were based on a simple non-specific behavioural assumption: movement is a correlated random walk affected by habitats and edges. Population dynamic processes occurring at larger time or spatial scales, such as reproduction and immigration, were not considered. In this model, non-crop habitats added to plots were considered favourable to predators: movements were slower and more sinuous in non-crop habitat than in unfavourable habitats. The intra-plot spatial patterns of the non-crop habitat were built and characterised using landscape ecology concepts and metrics.

We found that the per-capita predator effect was strongly affected by a spatial dilution of predators, induced by non-crop habitat addition, but this negative effect could be partially or fully mitigated by the spatial organisation of the non-crop habitat. At the banana plant level, a long edge length between the crop and non-crop habitat can compensate for this dilution effect by reducing the duration of the periods between predator visits to the banana plant. At the plot level, the best plots (i.e., those in which all banana plants were often visited by predators) were those with non-crop strips in the banana plant rows. Overall, the results support the idea that the spatial organisation of non-crop habitats at the plot level, characterised by the metric edge length in particular, can be managed to minimise the negative impact of the dilution effect.

Key-words: *Euborellia caraibea*, generalist predators, spatially explicit modelling, correlated random walk, banana fields, edge length.

Abbreviations

CBC: Conservation biological control

1. Introduction

The improvement of crop pest control by promoting indigenous predators has received substantial attention in the last 40 years (Altieri et Letourneau, 1982; Jonsson et al., 2008; Begg et al., 2017). This strategy is known as conservation biological control (CBC) (Eilenberg et al., 2001). A highly advocated CBC approach is to add or maintain appropriate non-crop plant habitats in agrosystems to provide alternative shelter or food for predators (Landis et al., 2008). The aim is to support long-term increases in the abundance of predators resulting from an increase in habitat resources that support predator population growth (Holt, 1977) or an increase in habitat attractiveness that supports an increase in predator immigration (Schellhorn et al., 2014). Although adding non-crop habitats can help maintain or enhance predators locally, it often fails to reduce pest abundance or damage (Letourneau et al., 2011; Begg et al., 2017). Former studies indicate that the effects of non-crop habitats may greatly depend on their spatial organisation at the crop, farm, or landscape (Landis et al., 2000; Tscharnkte et al., 2016). Tscharnkte et al. (2016), in particular, stressed that non-crop habitats at the landscape level must be large and close enough to crops to enhance pest control.

In the context of changing agricultural practices towards agroecology, the addition of non-crop habitats in agricultural plots has recently seen a renewed interest (FAO, 2017). The presence of other trophic resources within the plot may, however, divert predators from the crops and pests (Corbett et Plant, 1993; Rand et al., 2006; Holland et al., 2009). This approach may, then, reduce the per-capita predator effect on pests and, in turn, decrease the CBC. At the landscape scale, the potential effect of other trophic resources on a species was termed the ‘landscape-moderated dilution hypothesis’ by Tscharnkte et al. (2012). At the plot scale, we will refer to it as the ‘dilution effect’. The per-capita predator effect should, furthermore, be affected by the spatial organisation of the non-crop habitats. Several field studies indeed have shown that increasing the distance from the non-crop habitat to the crop decreased the ground-dwelling predator efficiency to control pests (Collins et al., 2002; Thomson et Hoffmann, 2013; Penn, 2018). Therefore, our working hypothesis is that intra-plot spatial patterns of non-crop habitats could influence the per-capita predator effect and thereby limit the dilution effect on foraging behaviour.

Anticipating the effects of the spatial organisation and quantity of non-crop habitats on CBC or the spatial scale at which their variations will matter is not straightforward. For instance, predator abundance and diversity could be affected by non-crop habitat at different landscape levels (Tscharnkte et al., 2007; Martin et al., 2016), depending on predator dispersal ability (Jackson et Fahrig, 2012; Henri et al., 2015) or predator diet (specialist or generalist) (Symondson et al., 2002; Chaplin-Kramer et al., 2011).

The effects of spatial patterns on biological processes have long been studied by landscape ecologists. Hence, spatial concepts such as proximity, edge length, connectivity, and aggregation, and associated metrics were developed mainly at the landscape level, which commonly refers to areas ranging from hectares to many square kilometres (Turner, 1989) and to long-term population dynamics (Kruess et Tscharnkte, 1994a; Tscharnkte et al., 2007; Bianchi et al., 2010). In the field of biological control, these concepts and metrics have facilitated the use of spatially explicit models to investigate how prey and predator temporal dynamics are linked to the prey resource (Bianchi et al., 2009a; Bianchi et al., 2010) or to habitat distribution (Bianchi et Van Der Werf, 2003). Bianchi et al. (2010), for instance, showed that the nearest-neighbour distance between pest and predator patches explained pest abundance during the early colonisation of aphid patches by ladybird beetles.

These same spatial concepts, however, have not been directly used at the plot level (areas of a few hundred square metres, as can be found in intermediately intensive agricultural landscapes) for considering routine movements within a day, such as the foraging movements of arthropod predators. We argue that the use of spatial concepts at the plot level could be useful given the current social enthusiasm for habitat diversification in agriculture because plot-level foraging behaviour directly influences the per-capita predator effect and because foraging behaviours are influenced by the spatial distribution of resources. To our knowledge, only two models have been built at the plot level to explore the effects of the spatial pattern of habitats on predator movements (Corbett et Plant, 1993; Westerberg et al., 2005). Only one of them (Corbett et Plant, 1993) specifically investigated how non-crop spatial organisation altered the dilution effect relative to CBC, but that study considered only simple, non-crop strips at a daily scale. To build on this earlier work, we assume that the use of landscape ecology concepts such as proximity, edge length or aggregation at the plot level could improve our understanding of how spatial organisation of non-crop habitats may alter the per-capita predator effect.

The assessment of the per-capita predator effect is not simple and depends on the relation between the predator and the pest under consideration. Both the residence time of predators on crops (Arrignon et al., 2007; Wajnberg et al., 2016) and the timing of the predator's presence (Mailleret et Grogard, 2006; Bianchi et al., 2009b; Pei et al., 2018) are important for pest control. Longer residence time on pest patches allows predators to consume more pests and, thus, should improve the predator efficiency to reduce the level of pest infestation on a crop. The timing of predator presence, on the other hand, is more critical for preventing pest establishment, and the timing especially matters for pests that have a rapid population growth rate, such as aphids (Snyder et Ives, 2003), or for pests that have a stage that is especially sensitive to predation, such as the egg of the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar), a serious pest of banana plants (Gold et al., 2001).

In the present study, we used a spatially explicit model named *Foragescape* to investigate how intra-plot spatial patterns of non-crop habitats alter the per-capita predator effect and, thus, the potential for CBC. We built and characterised the intra-plot spatial patterns by using spatial metrics at the landscape scale. We focus on generalist predators, whose behaviours are modified by the availability of alternative prey (Symondson et al., 2002), and on ground-dwelling arthropod predators because the foraging movements of such predators are affected by non-crop habitat localisation at the plot level. Because *Foragescape* is an individual-based model, we could use it to simulate individual adaptive decisions within heterogeneous environments and to understand which aspects of individual behaviour lead to particular results (Grimm et al., 2005). We used metrics of cultivated plant visits by predators (duration, frequency of visits, and duration of absence of predators) as proxies for the per-capita predator effect on pest control. Here, absence duration was used to evaluate predator efficiency in preventing pest establishment, and the duration and frequency of cultivated plant visits were used to evaluate predator efficiency in reducing established pests. We considered the timing of predator visits because generalist predators are usually assumed to be more efficient at preventing pest establishment since they are present before the arrival of the pest (Landis et al., 2000; Symondson et al., 2002; Snyder et Ives, 2003).

The present study is a theoretical contribution; however, we focused on an existing case of pest control to specify the quantitative boundaries of the model and to ensure that our conclusions were not too disconnected from a real situation in terms of CBC. We focused on banana fields, where plant cover is already used for weed control (Lavigne et al., 2012). Fine-grained spatial heterogeneity is particularly relevant for orchard crops in which growers can manage areas of bare soil, plant cover, or other habitats under crops (Lys et al., 1994). In addition, evidence exists that plant cover in banana fields may alter the food web (Duyck et al., 2011) and increase rates of egg predation of the banana weevil (Mollet et al., 2012). The eggs are laid on the corm of the banana plant and last 4 to 7 days before larva dig into and hide in the corm (Gold et al., 2001); therefore, an absence duration shorter than this period could help prevent pest establishment. Among the several potential predators of *C. sordidus*, the earwigs *Euborellia caraihea* (Hebard) and *Euborellia annulata* (Dohrn) (Anisolabidae) are generalist predators and good candidates for CBC of *C. sordidus* (Mollet et al., 2014; Carval et al., 2016).

We used the model to answer the following questions: i) how are the duration, frequency and absence duration of banana plant visits by predators affected by the edge length between the plant and the non-crop habitats or by its proximity to such habitats; ii) are the duration, frequency and absence duration of banana plant visits by predators affected by the quantity and the organisation of non-crop habitats at the plot level; and iii) can the spatial organisation of non-crop habitats at the plot level enhance the per-capita predator effect and compensate for dilution effects?

2. Materials and Methods

To explore how the spatial pattern of added favourable habitats affects the cultivated plant visits by predators and thereby affects the potential of pest control, we simulated the foraging movements of an earwig-like predator in diversified banana fields. The individual-based *Foragescape* model was implemented in NetLogo (Wilensky, 1999), and its description is detailed using the ODD protocol (Grimm et al., 2006; Grimm et al., 2010) in the supplementary materials (A).

2.1. Plots simulation

The experimental plots were generated in Netlogo and consisted of plots of 19.2 x 19.2 m treated as a torus and modelled as squared grids of 48 x 48 cells with a grain of 0.4 x 0.4 m (Fig. 1). We kept the grain small to account for differences in habitat configuration in close vicinity to the banana plants. All plots comprised 8 rows of 8 banana plants (six cells apart from each other) and were characterised by a percentage of alternative favourable habitats (p_A) and three structural metrics shaping the configuration of the alternative favourable habitats. Each cell of the plot is defined by a habitat type: the crop habitat (i.e. banana plants), the alternative habitats that are favourable for predators (i.e. non-crop habitats with alternative trophic resources or shelters), and the habitats that are unfavourable for predators (i.e. bare soil). Both the crop and alternative favourable habitats are considered favourable and have equal effects on the predators. The three structural metrics at the plot level were chosen from among a diversity of spatial metrics that have subtle differences and are often highly correlated (Wang et al., 2014). These metrics account for plot variation in the edge length, proximity, and aggregation of favourable habitats (Supplementary material A.6.1.2) (Table 1 and Fig. 1):

- the crop edge length,
- the standard deviation of distances of banana plants to the nearest favourable habitat, and
- the *Clumpiness*, which is an aggregation metric known to be weakly correlated to the percentage of habitats (Wang et al., 2014).

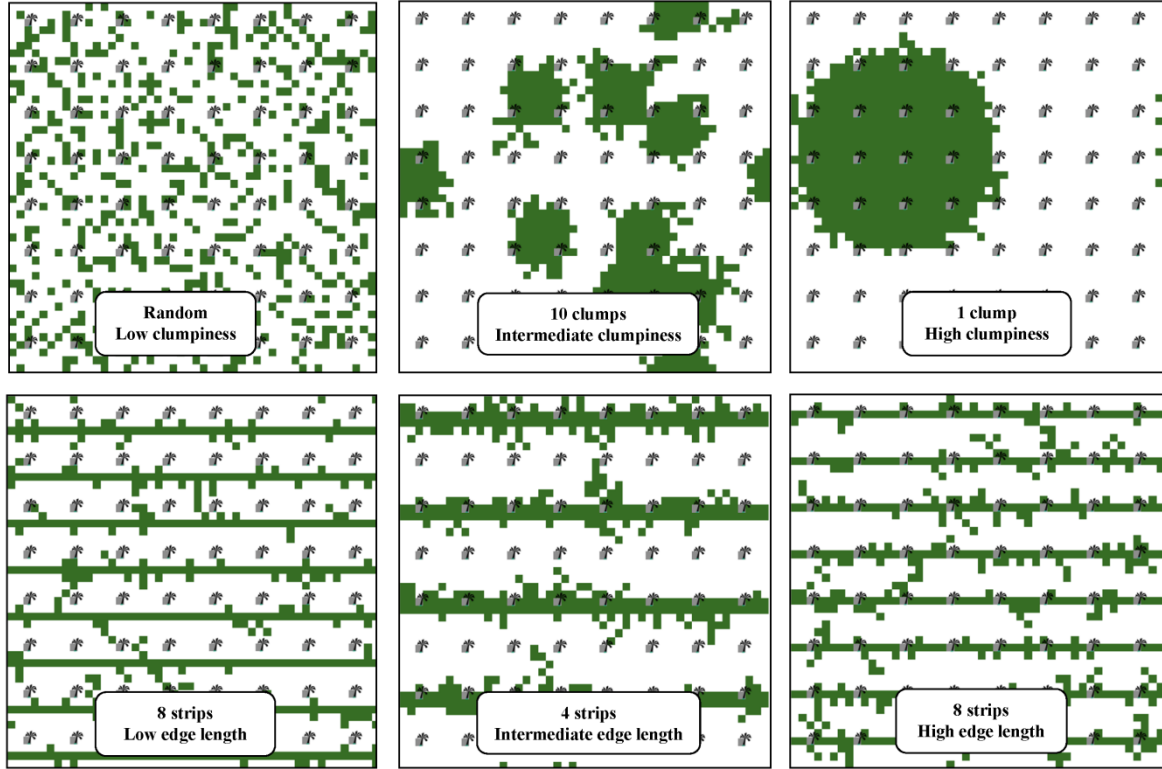


Fig. 1: Example of plots generated with 25% alternative favourable habitats and diverse input shapes leading to variation of Clumpiness and crop edge length. Unfavourable habitats are white, and favourable habitats are green (alternative favourable) and grey (crop). Each panel represents one plot.

Table 1: Overview and definitions of spatial metrics

Name	Description	Range	Unit
Banana plant level			
e_L	Edge length: number of alternative favourable neighbouring cells (8 neighbours) around a banana plant	0 to 8	cells
d_n	Proximity: distance to the nearest favourable habitat (calculated from the centre of the cells)	0 to 2.4	m
Plot level			
p_A	Percentage of alternative favourable habitats among non-crop habitats	0 to 100	%
Crop edge length	Average edge lengths between banana plants and the alternative favourable habitats	0 to 8	cells
Standard deviation of d_n	Standard deviation of distances of banana plants to the nearest favourable habitat	0 to 0.9	m
Clumpiness	Proportional deviation of the proportion of like adjacencies involving favourable habitats from that expected under a spatially random distribution (See fragstat documentation 4.2)	-1 to 1	

The first two structural metrics at the plot level were calculated from two spatial metrics defined for each banana plant: the edge length (e_L), which is the number of alternative favourable neighbours around the banana plant, and the distance to the nearest favourable habitat (d_n) (**Table 1**).

The processes of generating and selecting plots with different spatial organisation of alternative favourable habitats are detailed in Supplementary materials (A.6.1). We generated 10,890 different random plots with Netlogo by systematically varying the percentage of alternative favourable habitats (25, 50 and 75%), the type of shapes (clump, 4 strips or 8 strips), the size (radius or width) and the number of shapes. The type of shapes, clump, one strip per row of banana plants (8 strips) and one strip every two rows (4 strips), were chosen to mimic vegetation patterns observed in banana fields or in other orchards and to produce contrasting values for structural metrics at the plot level. We then selected 1704 plots for simulations by sampling across the entire range of the three structural metrics. Ten plots with $p_A = 0\%$ and 10 plots with $p_A = 100\%$ were also included to study limit cases (resulting in a total of 1724 plots).

2.2. Model processes

The processes of the simulation model are described in the flowchart (**Fig. 2**) and are detailed with the ODD protocol provided in the supplementary materials (**A**). For each selected plot, all predators were randomly distributed, and we ran the model for 360 min (~1 day) to avoid the influence of initial locations. We then ran the model for 10,800-minute time steps (representing 30 daily activity periods of *E. caraibea*; **Table 2**). At each time step, all predators were moving (*Forage*) and the absence or presence of predators was recorded on all banana plants in banana plant numeric lists (*Banana plant observation*).

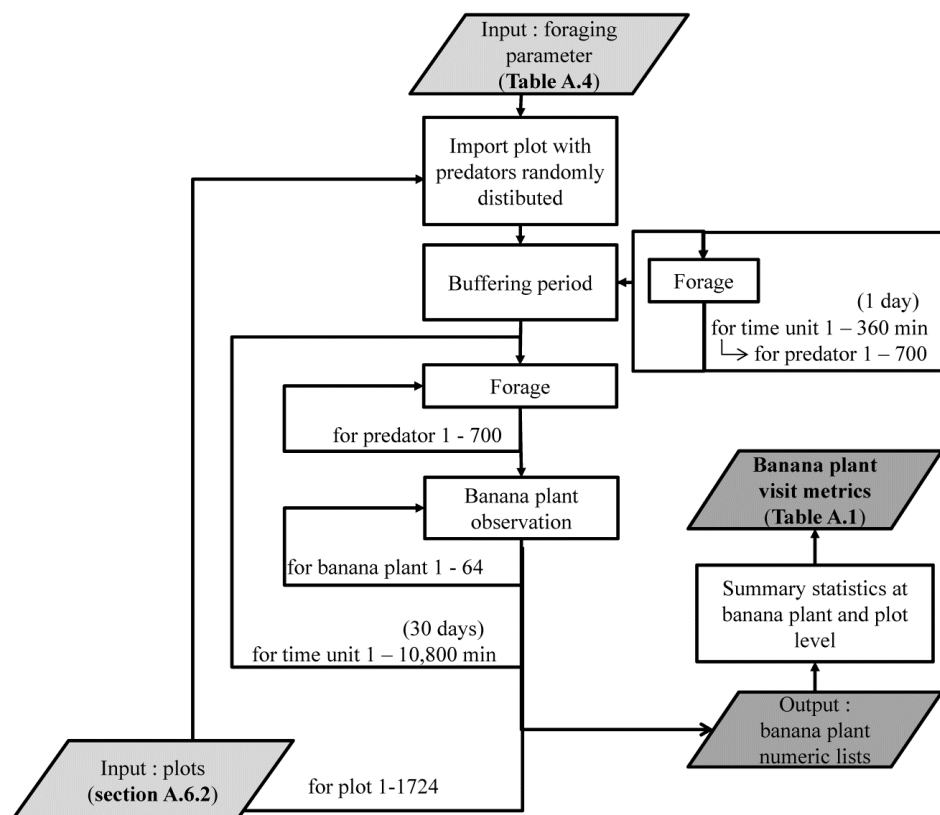


Fig. 2: Flow chart for the simulation model examining the relation between spatial organisation of alternative favourable habitat and visits by predators to the banana plant.

Based on the literature on ‘habitat selection’ and ‘movement ecology’, the predator movements are a correlated random walk that is affected by habitats and edges (Bell, 1991; Zollner et Lima, 1999; Barraquand et Benhamou, 2008). The step lengths of the predators during movements follow a truncated normal distribution characterised by means, standard deviations, and minimum and maximum values (**Table 2**). Turning angles follow a Cauchy distribution characterised by concentration parameters (Martin et Fahrig, 2015) (**Table 2**). In a favourable habitat, we assumed that predators can rest or search for resources while remaining protected from higher trophic level predators; as a result, their movements are slower and more sinuous than in an unfavourable habitat. Consequently, in the model, movement step lengths are shorter (mean and standard deviation), and the concentration parameter of turning angles is smaller in a favourable habitat than an unfavourable habitat (**Table 2**). Apart from movement changes, we also assume that the probability that predators cross an edge to enter an unfavourable habitat is lower than 1 (**Table 2**). Indeed, leaving a profitable place and searching for a potentially better place with a chance of being exposed to predation, referred to as habitat selection, is a key decision faced by any forager (Morris, 1987).

Table 2: Overview of foraging parameters and values for the model

Description	Value	Unit	References
Number of predators	700		According to the adult density of <i>E. caraibea</i> found in a field experiment (section 2).
Daily activity period	360	min	Daily activity period (6 h) based on activity observation of Forficulidae (Joachim et Weisser, 2015) and on <i>E. caraibea</i> (for 2 days, 10 adults were observed each 30 min; mean activity of 5:45, unpublished data).
Movement parameters			
- Minimum length step	0.001	cells/min	No negative step length
on favourable habitat:			
- Average length step	0.1	cells/min	Order of magnitude based on mark-and-recapture experiments on <i>Forficula auricularia</i> [L.] (Lamb, 1975) in quadrats with shelters. Mean net displacement between 1.2 m/day (0.008 cells/min) and 4.1 m/day (0.028 cells/min) with many 0 displacements.
- Standard deviation of length step	0.05	cells/min	
- Maximum length step	1	cells/min	maximum of net displacement observed of 8 m/day (0.056 cells/min)
- Concentration of turning angle	0.5		Movements are sinuous
on unfavourable habitat:			
- Average length step	3	cells/min	based on the known speed capacity for <i>F. auricularia</i> (3 cm/s; Van Heerdt 1946 in Lamb, 1975) and observation of <i>E. caraibea</i> (unpublished data).
- Standard deviation of length step	1	cells/min	
- Maximum length step	5	cells/min	
- Concentration of turning angle	0.8		Movements are almost straight
Probability of crossing edges:			
- favourable toward unfavourable	0.05		
- unfavourable toward favourable	1		

We assumed that all movement characteristics are similar for each individual and constant over time. Because we focus on daily foraging movements, we have neglected mechanisms associated with population dynamics (mortality and reproduction) and with landscape scale movements (immigration and emigration). Because we expect the numerical response of a generalist predator to be either slow or independent of pest numbers, the change in pest number should not greatly influence predator abundance for the time considered (Landis et al., 2000).

2.3. Model parameters

The values used in our case study for each model parameter are given in **Table 2** and were based on the published literature and on our personal observations. In particular, movement parameters were set using published data from field and laboratory experiments on the European earwig (*Forficula auricularia* [L.]) and personal observations on *E. caraibea*; data for the latter species were used to establish the order of magnitude for movements (**Table 2**). Predator maximal running speed was used to set the limit for step length in unfavourable habitats and the order of magnitude for other step length parameters. Step length in favourable habitats was difficult to find in the literature and to estimate from predator maximal running speed because step length can be reduced by multiple behaviours such as resting, searching, feeding, etc. In addition, most studies on ground-dwelling arthropods consider daily movement (Lamb, 1975; Corbett et Plant, 1993; Charrier et al., 1997; Vinatier et al., 2011), and those that considered finer time scales used remote sensing techniques that may have stressed the insects (Wallin et Ekbom, 1988). We hypothesise that speed measured as the net displacement per minute in a favourable habitat will be substantially less than the maximal running speed but also greater than the average daily speed in favourable habitats, which was determined by a mark-and-recapture experiment with *F. auricularia* (see **Table 2**). We set the movement in favourable habitats as 30 times lower than in the unfavourable habitats. Standard deviations of step lengths were set lower but near the mean values to account for potential noise in the movements.

2.4. Model outputs

Summary statistics of the banana plant visits by predators were computed via R (R Core Team, 2018) while accounting for visit duration, visit frequency, and mean absence duration in-between visits (absence duration) and their means at the plot level (see detailed definition of parameters in **Table 3**). Means at the plot level will be referred to as crop visit duration, crop visit frequency and crop absence duration, respectively. Because arthropod predators should have the necessary chemical information to detect herbivores when they reach a host plant (Vet et Dicke, 1992), we assumed that a single predator is capable of finding and catching pests when it visits the crop and that the effect of several predators present simultaneously on the crop are negligible. Therefore, we define a visit as a continuous period of time when at least one predator is in a banana plant cell.

Table 3: Summary statistics of banana plant visits by predators and proportion of time spent by predators on habitats for the duration of a simulation.

Name	Description	Range of output values	Unit
banana plant level			
Visit duration	proportion of total time with visits	0 to 1	
Visit frequency	number of visits	1 to 550	
Absence duration	mean duration of periods in between visits	0 to 856.2	min
Plot level			
Crop <i><output></i>	<i><output></i> averaged over banana plants within a plot, i.e. crop visit duration, crop visit frequency and crop absence duration	-	
Time spent on alternative favourable habitats	proportion of time spent by predators on alternative favourable habitats averaged over all predators in a plot	0 to 0.97	
Time spent on unfavourable habitats	proportion of time spent by predators on unfavourable habitats averaged over all predators in a plot	0 to 0.08	
Time spent on banana plants	proportion of time spent by predators on banana plants averaged over all predators in a plot	0.03 to 0.92	

2.5. Model analysis

Model analysis was carried out on model outputs for each of the 1724 plots. We analysed the model outputs independently at the banana plant level and at the plot level because the banana plant level is relevant to examine how predators visit banana plants, and because properties might emerge at a higher level in individual-based models (Grimm et Railsback, 2005). We assessed relations between the banana plant visit metrics at the banana plant level and the spatial metrics at two levels: the banana plant level (e_L , d_n), and the plot level (p_A , crop edge length, *Clumpiness*, standard deviation of d_n). We checked pairwise interaction effects between plot level and banana plant level metrics. We further assessed relations between the banana plant visit metrics at the plot level and the spatial organisation variables at the plot level: the spatial metrics at the plot level and the presence and number of strips (random, 4 or 8 strips).

When needed to evaluate the strength of an effect, the percentage of variation explained by an effect was quantified with a linear model (see **Supplementary material C**). Hence, we quantified the interaction effect of p_A and e_L on the visit frequency by analysing the variation in visit frequency with a linear model that included p_A , e_L and their interaction as independent variables (R Core Team, 2018). Furthermore, at the plot level, we quantified the effect of proportion of time in crop habitat (**Table 3**) on the crop visit duration with a linear model including crop visit duration as the dependent variable and proportion of time on the crop habitat as the independent variable.

2.6. Qualitative analysis of parameter value choices

To explore how parameter values affected the response of the banana plant visits to spatial organisation, the model was run for all the 1724 plots, and the following set of parameters were explored one at a time:

- Predator number (135, 350 and 1400)
- Global speed: shorter step lengths on both favourable and unfavourable habitats (divided by 2, 4 and 10)
- Speed difference: higher and lower ratio of step lengths in favourable versus unfavourable habitats (15 and 60 times lower)

The outputs of those simulations are presented in the supplementary materials (D). We found that parameter values affected some values of the banana visit metrics. Visit duration was increased by a higher number of predators, but little changed with global speed (up to step lengths divided by 4) and speed differences. Visit frequency was increased and absence duration was decreased by a higher number of predators, higher global speed and lower speed differences. However, overall, we found that patterns of results were qualitatively similar for most parameter values and started to diverge only when the global speed was reduced 10 times.

3. Results

3.1. Banana plant level

Banana plant visits by predators were affected by both the spatial organisation in their close environment and the percentage of alternative favourable habitats at the plot level (p_A) (Fig. 3). However, the effects of the spatial organisation and p_A differed for visit duration, visit frequency, and absence duration. Visit duration ranged from 9.4 to 100% and was reduced by an increase in p_A , regardless of the values of local spatial metrics (edge length (e_L) and distance to the nearest favourable habitat (d_n); Fig. 3a & b). In contrast, visit frequency was more strongly affected by those spatial metrics than by p_A . Visit frequency remained low and almost constant (visit frequency = 27 ± 7) when the banana plants were isolated ($d_n \geq 2$; Fig. 3c) and increased with the number of favourable neighbours when the banana plants were not isolated ($e_L \geq 1$; Fig. 3d). We also observed a small reduction of visit frequency with p_A when e_L increased, but this explained only a small percentage of the variation in the visit frequency (2.35% of the total variation; $p_A : e_L$ effect: -0.42 ± 0.03 visits; supplementary material C).

As a result, absence duration ranged from 4.8 min to 864 min and was affected by both p_A and local spatial metrics (Fig. 3e & f). When banana plants were isolated from alternative favourable habitats ($d_n \geq 2$; $e_L = 0$), the visit frequency was constant; as a result, as p_A increased, the absence duration increased concomitantly with the decrease in visit duration such that the absence duration was able to more than double (Fig. 3e). When banana plants were in contact with some alternative favourable habitats ($d_n = 1$; $e_L \geq 1$), the visit duration was not affected by e_L , and therefore as e_L increased, the absence duration decreased concomitantly with the increase in visit frequency (Fig. 3f). This decrease was exponential and could result in a 20-fold difference in absence duration between an isolated banana plant in a plot with a p_A of 75% (360 ± 100 min) and a banana plant surrounded by eight favourable neighbours (19 ± 5 min). The direct contact with the alternative favourable habitat ($d_n = 1$) led to a maximum visit frequency of 292 ± 102 visits and to a minimum absence duration of 38 ± 8 min (Fig. 3c & e).

Aside from p_A , we found no links between predator presence at the banana plant level and spatial organisation at the plot scale described by the spatial metrics *Clumpiness*, crop edge length, or standard deviation of d_n , even when we investigated outputs for banana plants with the same local spatial organisations and in plots of similar p_A (see Fig. 4 and Supplementary material E). For example, the effects of e_L , d_n , and p_A on visit outputs were not altered by the *Clumpiness* (Fig. 4).

Supplementary tests showed that the number of predators per se and the speed difference did not affect the relation between visit duration and structural metrics (Supplementary material D.1). However, visit duration began to be negatively affected by edge length (e_L) and positively affected by distance (d_n) when predator speeds on both favourable and unfavourable habitats were ten times lower (supplementary material D.2).

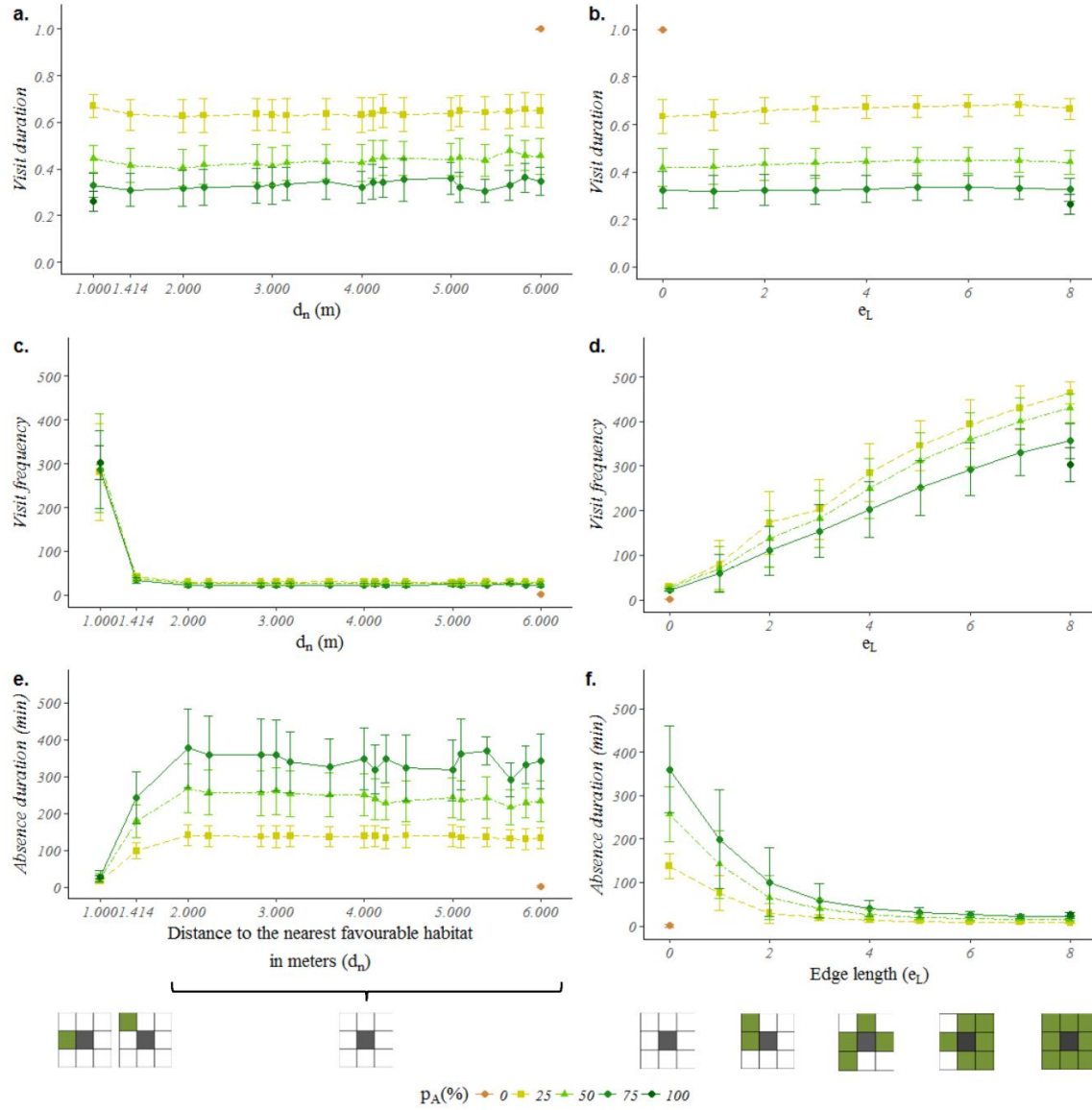


Fig. 3: Effect of the percentage of alternative favourable habitats (p_A) and local spatial organisation on visit summary statistics at the banana plant level. Variations in p_A are represented with shades of brown and green. The effect of d_n and e_L on visit duration (a and b), visit frequency (c and d), and absence duration (e and f). Squares at the bottom illustrate the local spatial organisation around the banana plants, with grey cells representing the banana plants, white cells representing the unfavourable habitat, and green cells representing favourable habitat.

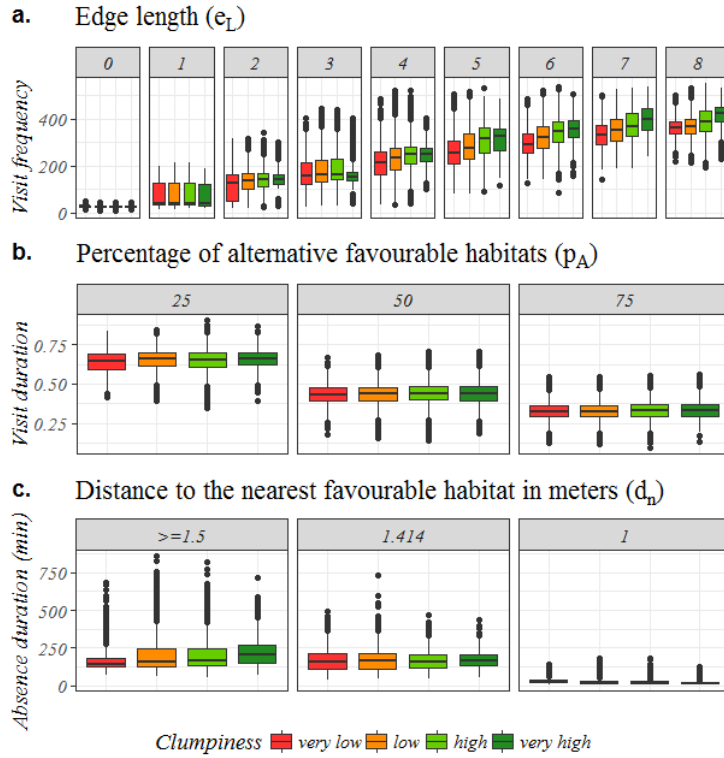


Fig. 4: Effect of the spatial organisation at the plot level on visit summary statistics at the banana plant level for Clumpiness.

3.2. Plot level

1.1.1. Proportion of time spent by predators in each habitat and crop visit duration

Within each plot that offered some alternative favourable habitat ($p_A \geq 25\%$), there was a moderate overlapping in predator visits and, thus, the time spent by predators on banana plants accounted for almost all of the variation in crop visit duration ($R^2=99.10\%$).

The predator movement rate was high relative to plot dimensions, and the proportion of time spent in unfavourable habitats was small (<0.077 ; **Fig. 5**) or much smaller when alternative favourable habitat was present (<0.007 ; **Fig. 5**). The remainder of the predator time was then divided between alternative favourable habitats or banana plants, depending mainly on the relative percentages of these habitats. As a result, time spent by predators on banana plants and crop visit duration were both negatively affected by the percentage of alternative favourable habitats (p_A) (**Fig. 5**; **Fig. 6a**).

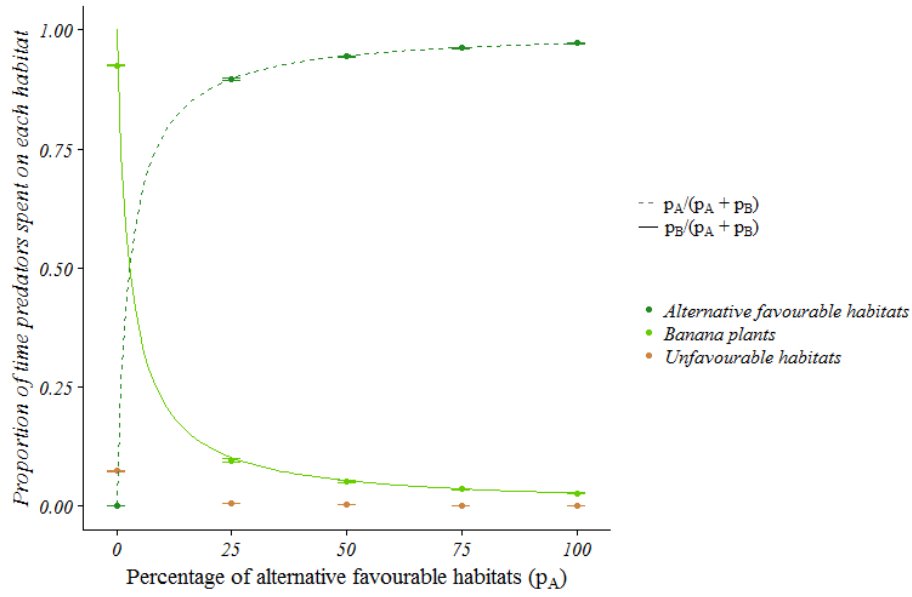


Fig. 5: Proportion of time spent by predators in each habitat type for the duration of the simulation as affected by the percentage of alternative favourable habitats (p_A). Times spent by predators in each habitat within a plot were averaged for each p_A , and standard deviations were all < 0.0036 . Two functions showing the relative percentage of alternative favourable habitat (p_A) and banana plants (p_B) relative to total favourable habitat ($p_A + p_B$) are indicated by dashed and solid lines, respectively.

We also found a slight increase in crop visit duration with increasing crop edge length for a given p_A (Fig. 6a). This slope was the steepest for a p_A of 25%. This means that time spent on banana plants was also slightly increased by the crop edge length.

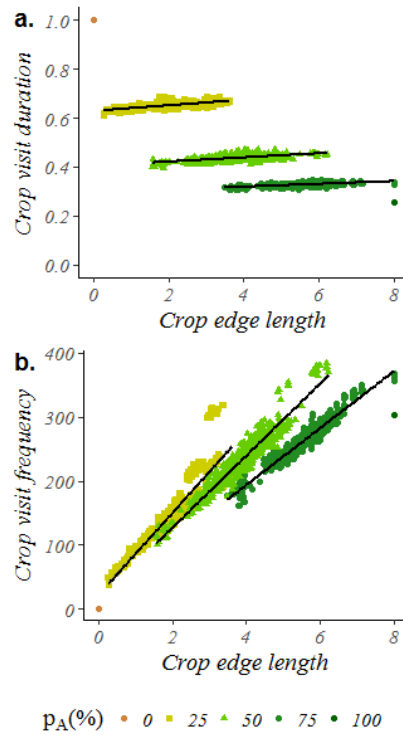


Fig. 6: Effect of percentage of alternative favourable habitats (p_A) and crop edge length at the plot scale on crop visit duration (a) and crop visit frequency (b). Dots with darker green represent plots of banana plants with lower p_A . black lines represent the linear regression fitted for each p_A .

1.1.2. Crop visit frequency

As was the case for a single banana plant, a high crop edge length was associated with a high crop visit frequency within a plot. This relation was, to some extent, weaker for plots with a high p_A (Fig. 6b).

1.1.3. Crop absence duration

Clumpiness and crop edge length affected the crop absence duration differently depending on the percentage of alternative favourable habitats (p_A) and on the absence or the presence of strips in the plot (Fig. 7). *Clumpiness* had a clear effect in all plots with no strips and intermediate p_A (25, 50 or 75%), and in those plots with four strips and high p_A (50-75%) (Fig. 7a). In those cases, given the same p_A , very disaggregated plots (i.e. plots with low *Clumpiness*) had the shortest crop absence duration. In contrast, crop edge length had a strong effect in plots with 4 (with $p_A=25\%$) and 8 strips (Fig. 7b). For those plots, and for a given p_A , the strips surrounding the plants allowed an important change in the crop absence duration: plots with strips close to banana rows had a long crop edge length and thus had a short crop absence duration. Among plots with an intermediate percentage of alternative favourable habitats ($p_A=25-75\%$), those with eight strips in the banana plant rows had the shortest crop absence duration, and even a shorter crop absence duration than plots with 100% alternative favourable habitats. Plots with strips that were not in the banana plant rows, in contrast, had the longest crop absence duration.

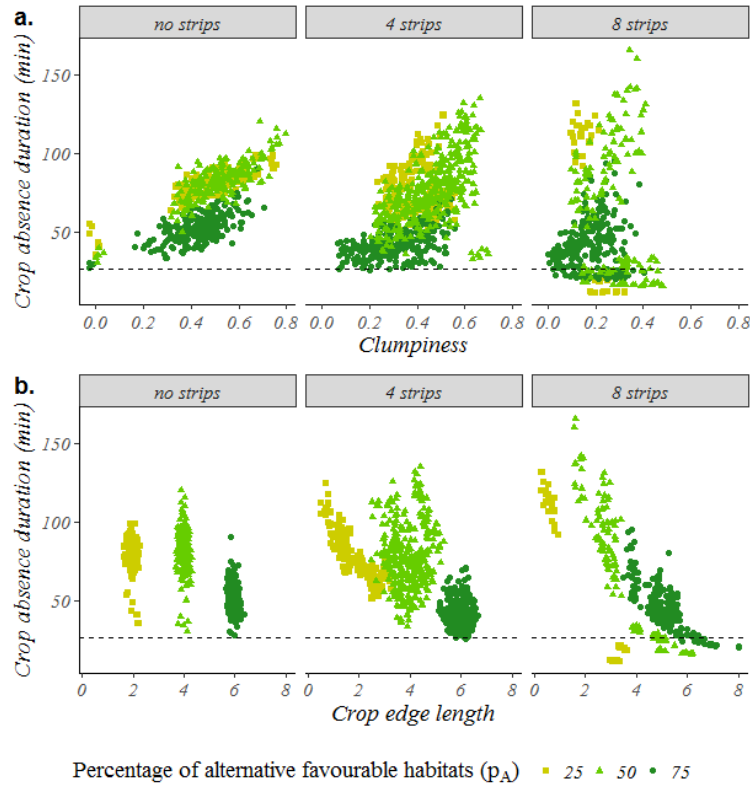


Fig. 7: Effects of the percentage and spatial organisation of favourable habitats on crop absence duration at the plot scale. a and b indicate the effect of crop edge length and *Clumpiness*, respectively, as affected by p_A or the number of strips. Dashed lines indicate the minimum value of crop absence duration for a plot with a p_A of 100%, which was 26.52 min. In a plot with a p_A of 0%, crop absence duration was near 0 (max 0.76 min).

4. Discussion

Starting from a simple, spatially explicit model for a foraging earwig-like predator in banana fields, we have shown that predator movements and visits to the cultivated plant can be affected by the quantity and the spatial organisation of alternative favourable habitats on a relatively fine scale. By not accounting for broad-scale variations in the local abundance of predators resulting from immigration, reproduction, or mortality, this model allowed us to understand the reductions in per-capita predator effect caused by the dilution effect and indicates strategies to compensate for it.

The model omits some complex behaviours or interactions, such as density-dependent predator movement or the ability of the predator to assess habitat quality from a distance, which could influence foraging. These omissions may thereby reduce the model's predictive power. Nevertheless, the model is a first step and can be modified in the future by the addition of complexity according to the species and system under consideration.

Our model does not represent the pest or pest damage, and this approach differs from many modelling studies that represent predator and target pest dynamics (Bianchi et Van Der Werf, 2003; Bianchi et al., 2010; Vinatier et al., 2012b; Railsback et Johnson, 2014). The inclusion of the pest and pest damage, however, usually requires assumptions regarding pest dynamics and interactions with predators, which can make the results less generalisable or can lead to error propagation if the assumptions are inaccurate. In the current study, the potential effect of the predators on the pests was assessed through their visits to the crop: pest establishment could be prevented by a short absence duration, and the abundance of an established pest could be reduced by a long visit duration or a high visit frequency. These metrics represent well the per-capita predator effect on CBC if the presence of one predator on the cultivated plant is sufficient to rapidly wipe out pests. For cases in which this assumption is not reasonable, examination of the impact of non-crop habitat addition and the spatial organisation of these non-crops on the number of predators present and the duration of each single visit on the cultivated plant is recommended.

With the model parameterised for an *E. caraibea*-like predator, we found that the duration of banana plant visits ranged from 9.4% to 100% of the simulation period and that absence duration ranged from 4.8 minutes to 864 min (2.4 days with 6 hours of activity per day). However, our model requires validation before the output can be related quantitatively to pest characteristics, such as, for example, the duration of the egg stage of banana weevils (4-7 days; Gold et al., 2001), and before the model can be used to predict predator effects on the pest. The results below were then interpreted qualitatively.

4.1. Dilution effect at the plot level

The dilution effect on predation was observed when the amount of alternative favourable habitat increased at the plot level and not when it increased in the vicinity of the banana plant. The predator diversion from the crop induced a relatively high decrease in the duration of banana plant visits only at the plot level (**Fig. 3a & b**) and only a small decrease in the frequency of visits. The number of favourable neighbours around banana plants, which could have also diluted the predator effect on a specific banana plant, did not affect the visit duration and even positively affected the visit frequency (**Fig. 3d**).

Therefore, as expected, any increase in alternative favourable habitats, if not followed by a local increase in the predator abundance, immediately reduces the CBC by decreasing the duration of the banana plant visits. This indicates that researchers should consider diversified plots for a sufficiently long period to assess an effect on CBC. This indication is consistent with several studies in temperate areas that have shown that predator abundance requires several seasons to increase in response to non-crop habitat

addition (Lys et al., 1994; Bostanian et al., 2004). If the pest infestation is widespread, therefore, predator inundation strategies (see definition in Eilenberg et al., 2001) should be more effective in the short term than a strategy based on CBC. Furthermore, any non-crop habitat addition at the plot level should take into account the habitat's ability to increase predator abundance quickly enough relative to the expected increase in pest abundance. More generally, our results on the per-capita predator effect help us to understand how the dilution effect is impacting CBC in the long term. Studies of population dynamics may show that non-crop habitat addition increases predator abundance in the long term; the present study shows that each of those predators account for fewer benefits in terms of CBC.

The dependence of the duration of banana plant visits on the quantity of alternative favourable habitats at the plot level was explained because, unlike the landscape level, where matrix habitats can be very large and risky for species to cross (Fahrig, 2002; Bonte et al., 2012; Haddad et al., 2015), in the plot in our model, the relatively high rate of movement allowed the predator to minimise the time spent in unfavourable habitats if alternative favourable habitats were present (**Fig. 5**). In our model, each favourable habitat cell equally changed the movements of the predator through space and time, and each banana plant cell in the plot was visited for an equivalent time driven by the percentage of favourable habitats in the plot (**Fig. 3a & b**). Consequently, the dilution effect was well explained by the area occupied by the crop in comparison to all favourable habitats. Beyond predator abundance, assessing the relative percentage of the space occupied by the crop and favourable non-crop could thus be useful for understanding and predicting CBC.

The finding that the relative area occupied by the crop and favourable non-crop could greatly affect the duration of banana plant visits by *E. caraibea* could be extended to many species of ground-dwelling generalist predators that can move rapidly, including ants (Hurlbert et al., 2008), carabids (Wallin et Ekblom, 1988), and spiders (but see Baker, 2007; Casas et al., 2008). However, these findings would be different for habitat specialist species, which are reluctant to cross boundaries (Baker, 2007).

4.2. Edge length at the banana plant level

In contrast to the results suggested by larger-scale studies (Lys et al., 1994; Collins et al., 2002) and larger-scale models (Bianchi et al., 2010; Segoli et Rosenheim, 2012), distance to the nearest favourable habitat was not relevant to CBC according to the output of our model (**Fig. 3c & e**). We found that the edge length between favourable habitats and crop, but not their distance, could influence banana plant visits via the number of favourable neighbours at the banana plant level. Visits were more frequent (**Fig. 3d**) and absence durations were shorter (**Fig. 3f**) when the number of alternative favourable habitats around banana plants increased. The changes induced by edge length were strong, i.e. absence duration could be up to 20 times shorter for a surrounded banana plant than for an isolated banana plant.

These results are consistent with the 'drift-fence hypothesis' concerning connectivity at the landscape level. This hypothesis assumes that corridors intercept dispersing individuals from the surrounding landscape and direct them towards patches connected by corridors (Haddad et Baum, 1999). Although the process of patch colonisation differs from that of banana plant visits, the direct contact between a banana plant and favourable habitats affected the frequency of banana plant visits in the same way that patch connections affect patch colonisation. This effect is not surprising because the link is mathematical for an organism that is walking randomly. The probability that an organism reaches an area is proportional to the angle subtended by this area in its horizon (Haddad et Baum, 1999).

In the model, the edge length for each individual banana plant failed to directly counteract the dilution effect on visit duration. At the plot level, predators spent more time overall on banana plants surrounded by favourable habitats. This increase was greater as the percentage of alternative favourable habitats decreased (**Fig. 6a**), but the increase was not enough to compensate for the dilution effect. An increasing effect of the spatial organisation of a habitat as its quantity decreases is a common result of broad-scale models of population dynamics (Hill et Caswell, 1999; Hiebeler, 2000; Flather et Bevers, 2002).

Overall, our model predicts that a long edge length benefits CBC. An increase in edge length could reduce the risk of pest establishment on the crop, especially if there are many alternative favourable habitats in the plot. A long edge length could also help to lower the level of a widespread infestation by limiting the dilution effect, especially if there are few alternative favourable habitats in the plot. A model accounting for predator population dynamics also found that an increase in edge length increased the abundance of ground-dwelling arthropod predators when strips of an alternative favourable habitat were established before an annual crop was planted (Corbett et Plant, 1993). On the other hand, the latter authors found that an increase in edge length reduced the predator abundance when the annual crop and strips were established simultaneously. This last result emerged because the model of Corbett and Plant assumed faster movements in the crop than in the alternative favourable habitats. In our perennial crop-based model, such assumptions were less relevant because crop area was low, and the difference of quality between bare soil and other habitats should be much greater than between the alternative favourable habitat and the crop.

4.3. Which organisations of alternative favourable habitats are best for CBC at the plot level?

According to our model, the ‘best’ kind of plot, i.e. the plot with high visit duration and with low absence duration, was one with no alternative favourable habitats. This result is, to some extent, an artefact resulting from the absence of mortality and emigration in the model. In agrosystems, we should expect that a plot without alternative favourable habitats would support increased predator emigration due to a lack of food quantity or diversity and would support increased predator mortality due to increased rates of predation on the predator in unfavourable habitats. A plot without alternative favourable habitats could be good for CBC, however, if the predator can find sufficient food and refuge in crops, as is the case for field overwintering species of carabids during spring and summer in annual crops (cereal or pea) (Holland et al., 2009).

Plots with only favourable habitats, despite a strong dilution effect, had shorter crop absence duration than most plots with intermediate percentages of favourable habitats. This findings means that increasing the fragmentation of favourable habitats tended to reduce the rate of predator movement, as has been observed in fragmented landscapes for butterfly dispersal rate (Baguette et al., 2003) and the activity-density of carabid species (Rusch et al., 2016a).

For each given intermediate percentage of favourable habitat, the best spatial organisations of alternative favourable habitats were strips placed in each banana plant row (**Fig. 7b**). Apart from the effect of crop edge length on the visit duration at the plot level, the effect of organisation of alternative favourable habitats on crop visits was mainly due to the variation in edge length at the banana plant level. The spatial organisation that should minimise absence duration and thus help prevent pest establishment is therefore the one that maximises the edge length of each banana plant. By increasing edge length equally for each banana plant, plots with strips in each banana plant row had the lowest crop absence durations for a given quantity of favourable habitats. In such plots the crop absence duration was also lower than plots with only favourable habitats, and this finding may result from a higher frequency of visits.

Absence duration was longest, in contrast, when strips were not located in the banana plant row. The use of strips has been experimentally investigated mainly in intercropping systems, and such strips have resulted in a greater increase in predator abundance and pest control in annual crops (Letourneau et al., 2011) than in perennial crops (but see McIntyre et al., 2001; Dassou et al., 2015; Rusch et al., 2016a). We did not find studies explicitly comparing the effect of strips located on rows or between rows. The variability in the predator absence and visit duration generated by the overlap or disconnection of strips with banana plant rows is intriguing and supports the idea that the effect of non-crop habitats on CBC depends on the configuration of these habitats.

In the absence of strips, the plot organisation that minimised crop absence duration was a disaggregation of favourable habitats (**Fig. 7a**). Without strips, the crop edge length barely changed in between plots of similar quantity of alternative favourable habitat (**Fig. 7**), indicating that a difference in crop absence duration between plots without strips was caused by variations in edge length between banana plants within each plot. As only having a few favourable habitats in direct contact with a banana plant reduces the absence duration dramatically (i.e., short edge length) (**Fig. 2f**), crop absence duration was reduced by minimising the number of isolated banana plants in a plot.

Together, our results for the effects of strips and aggregations suggest that non-crop habitat addition may not result in CBC if the non-crop habitat spatial organisation is not managed at the plot level. The results therefore provide insight into the lack of CBC obtained with non-crop habitat addition, such as field margins (Marshall and Moonen, 2002), beetle banks (Frank, 2010), and sown flower or weedy strips (Haaland et al., 2011). According to our model, beetle banks that provide alternative prey to generalist predators should be established before pest arrival or should be located close to the crop (but see Corbett et al., 1993).

4.4. Conclusions

The findings of the present study demonstrate that researchers should not only consider population dynamics but also the per-capita predator effect when assessing the effect of non-crop habitat addition on CBC. The balance between these two forces may be the biggest determiner of when additional non-crop habitats are beneficial or detrimental to CBC. We found that the per-capita predator effect is strongly affected by the dilution effect induced by non-crop habitat addition, but that those negative effects could also be partially mitigated by the spatial organisation of the non-crop habitat. At the banana plant level, a long edge length between the crop and non-crop habitat can compensate for this dilution effect by reducing the absence duration of predators on the cultivated plant. At the plot level, the highest edge lengths were in plots with non-crop strips in the banana plant rows, and this spatial organisation resulted in a low crop absence duration. Those spatial organisations of non-crop habitats resulting in low crop absence duration provide a first glimpse of how the judicious addition of non-crop habitats at the plot level could minimise the diversion of predators away from the pests. Overall, our results suggest that the spatial organisation of non-crop habitats is a tool that can be used by farmer to improve CBC. However, side effects should be considered before farmers are advised to implement a given spatial organisation, such as the ability of a specific predator to wipe out pests within a single visit or the potential for competition between crop and non-crop plants, as already investigated in banana fields (Poeydebat et al., 2016).

Given the processes, scales and periods considered in the model, and the use of commonly accepted assumptions about foraging movement, we think the results of the study can be considered fairly robust for a diversity of ground-dwelling predators unless these predators behave very differently in response to habitat quality.

Acknowledgements

This work was supported by INRA (French National Institutes of Agronomy), by CIRAD (French Agricultural Research Centre for International Development), and by the STRADIV project (n° 1504-003) funded by the Agropolis foundation.

We thank one anonymous referee for very constructive comments on the manuscript. In particular, he or she suggested the ‘per-capita predator effect’ notion to better represent one of the key results.

Appendix: Supplementary materials

A. ODD protocol

A.1. Model Description

The description of our individual-based *Foragescape* model follows the ODD protocol (Grimm et al., 2006; Grimm et al., 2010). The model was implemented in NetLogo (Wilensky, 1999).

A.2. Purpose

The purpose of this model was to understand how the spatial pattern of added favourable habitats affects visits to the cultivated plant (banana plant in our case) by generalist ground-dwelling arthropod predators (*E. caraibea* in our case) and thereby affects the potential of such predators to control crop pests.

A.3. Entities, state variables, and scales

We are not representing pests in the model but only their generalist ground-dwelling predators and banana plant visits by predators.

The *Foragescape* model has two entities, predators and banana plants. Predators are described by five state variables: location—x, y (almost continuous precision, up to 15 decimals of a cell size)—and cumulative time spent on each of three habitat types (see next paragraph). Banana plants are described by their location (grid cell) and a numeric list containing the number of predators present on the banana plant's grid cell at each time step since the beginning of the simulation.

Spatial units are characterized by location (grid cell) and habitat type. The three habitat types are the crop habitat (i.e., banana plants), alternative habitats that are favourable for predators (i.e., non-crop habitats with alternative trophic resources or shelters), and habitats that are unfavourable for predators (i.e., bare soil). Both the crop and alternative favourable habitats are considered favourable and have equal effects on predators.

The banana field plots in the model are 19.2 m x 19.2 m and have a grain of 0.4 x 0.4 m. We kept the grain small to account for differences of habitat configuration in the close vicinity of banana plants. The plot area was chosen to facilitate the consideration of diverse spatial crop patterns and a reasonable number and density of banana plants (1736 banana plants /ha ; Vinatier et al., 2009). A plot is then a squared grid of 48 x 48 cells treated as a torus that comprises 8 rows of 8 banana plants. All banana plants are six cells apart from each other (**Fig. A.1**).

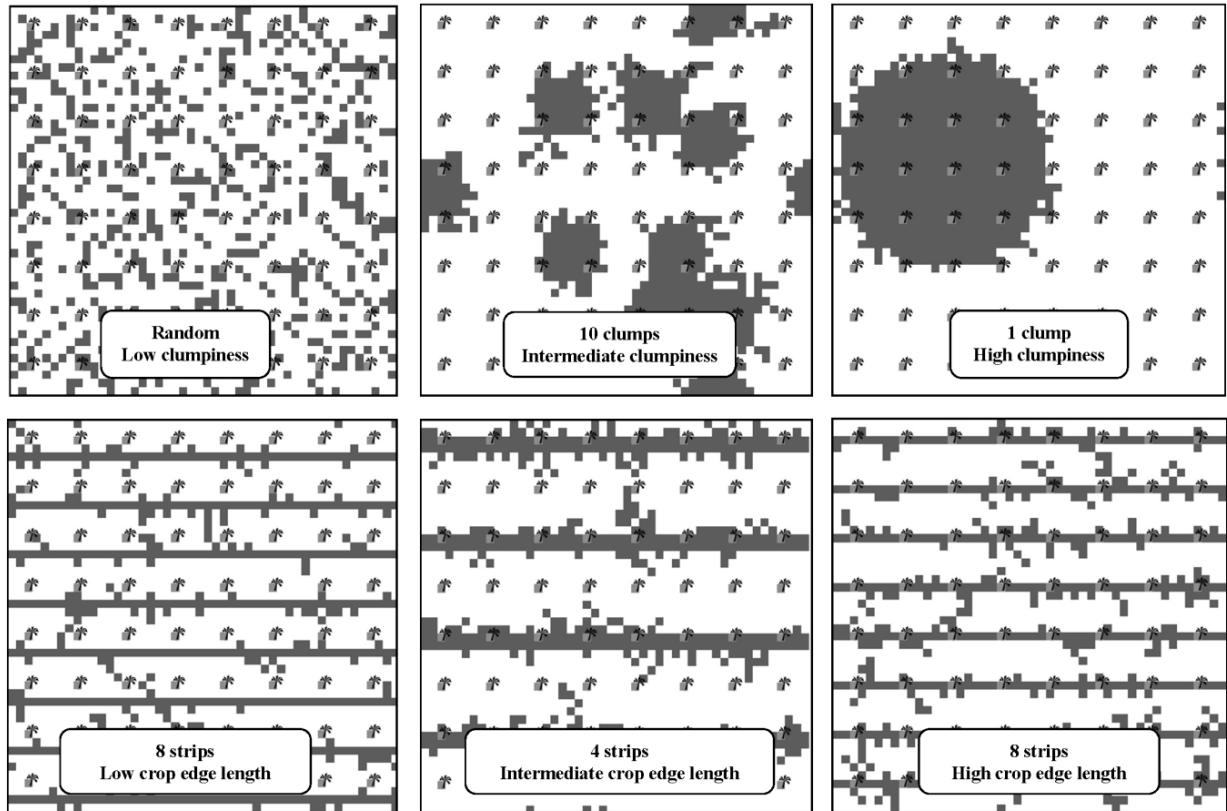


Fig. A.1: Example of plots generated with 25% alternative favourable habitats and diverse input shapes leading to variation of Clumpiness and crop edge length . Unfavourable habitats are white, and favourable habitats are dark grey (alternative favourable) and light grey (crop). Each panel represents one plot.

Like other ground-dwelling arthropods (Hurlbert et al., 2008), earwigs can move quickly (see [section A.6.2](#)) and could theoretically cross the plot area in 10 min. Consequently, the model time step is 1 min, which enables a comprehensive representation of the foraging movement of *E. caraibea*. The chance that predators can find and consume pests on banana plants within a shorter time step is very small. The duration of the simulation is 30 days, but only the night time (360 min), when predators are assumed to be active, is simulated (see [section A.6.2](#)). The simulation is thus run for a total of 10800 min.

A.4. Process overview and scheduling

The processes of the simulation model are described in the flowchart ([Fig. A.2](#)). At each time step, two submodels are executed in the following order: *Forage* and *Banana plant observation*. The submodel *Forage* is executed for all predators in a random order and defines their next location. The submodel *Banana plant observation* is then executed for all banana plant in a random order and records the number of predators present on their cell.

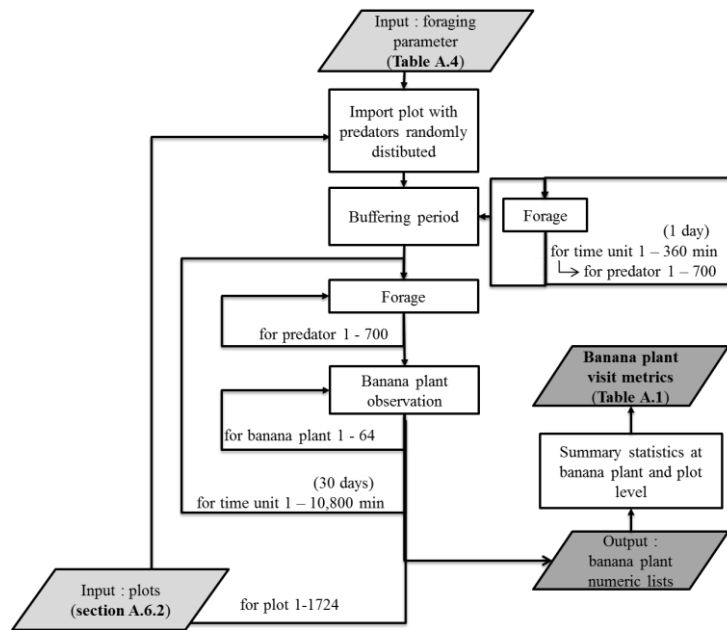


Fig. A.2: Flow chart for the simulation model examining the relationship between spatial organisation of alternative favourable habitat and visits of banana plant by predators.

A.5. Design Concept

Basic principles: Predator movements are mainly foraging movements based on “movement ecology” and “habitat selection” literature and based on simple non-specific behavioural assumptions: movement is a correlated random walk affected by habitats and edges (Bell, 1991; Barraquand et Benhamou, 2008). As a result, movements in the model are in part imposed by the correlated random walk, i.e. random with a limited number of steps backwards, but some adaptation has been taken into account.

Emergence: The dynamic of predator movements and the resulting predation pressure on all banana plants emerge from the foraging behaviour of the individuals. The interplay between movement, the dilution effect, and spatial organisation is not straightforward.

Adaptation: Predators adapt their movement to the habitat cells they are located on or the habitat cells they cross during movement. On favourable habitat, they move slowly and sinuously, and tend to avoid crossing toward unfavourable habitats. On the contrary, on unfavourable habitats, they move fast and almost straight, and stop on each favourable habitat encountered. Due to these changes, they optimize the time they spend foraging in favourable habitats (better conditions for survival, resting and foraging) and minimize the time they spend in unfavourable habitats.

Objectives: Not relevant

Learning: Not relevant

Interaction: Not relevant

Prediction: Not relevant

Sensing: Predators can perceive only the habitat where they are at the beginning of the time step and habitats that they cross during their random movement.

Stochasticity: In the model, the construction of plots (plot simulation [section A.6.2](#)), the individual movements, and decisions to cross edges (*Forage* [section A.8](#)) are stochastic. Movements are classically modelled by random processes (Codling et al., 2008) because unpredictability of food distribution for a predator implies stochasticity in the search. More specifically, the use of a random process is appropriate for generalist predators who adapt their search to capture a wide range of prey and who thus rely on a limited number of clues to locate and catch prey (Den Boer 1982 in Symondson et al., 2002). Behavioural decisions are also complex and depend on external factors (resource availability, predator pressure) and the internal state of predators (Bell, 1991). Hence, stochasticity was also chosen for predator decisions to cross edges.

Observation: When the simulation is over (30 days), banana plant numeric lists are imported from Netlogo to R (R Core Team, 2018) via the RNetlogo package (Thiele, 2014; Thiele et al., 2014). Summary statistics of the banana plant visits by predators accounting for visit duration, visit frequency, and mean absence duration in-between visits (absence duration) and their means at the plot level were computed via R (see detailed definition of parameters in [Table A.1](#)) Means at the plot level will be referred to as crop visit duration, crop visit frequency and crop absence duration, respectively. Because arthropod predators should have the necessary chemical information to detect herbivores when they reach an host plant (Vet et Dicke, 1992), we assumed that a single predator is capable of finding and catching pests when it visits the crop, and that the effect of several predators present simultaneously on crop are negligible. Therefore, we define a visit as a continuous period of time when at least one predator is in a cell.

Standard deviations for absence duration at the banana plant level and for all outputs at the plot level were globally correlated with means (see [Supplementary materials B.1](#)). Furthermore, relations of these standard deviations with spatial metrics were similar or close to those found for means, thus we did not present them into the results (see [Supplementary materials B.2](#)).

Table A.1: Summary statistics of banana plant visits and time spent by predators on habitats for the duration of a simulation.

Name	Description	Range of output values	Unit
banana plant level			
Visit duration	proportion of total time with visits	0 to 1	
Visit frequency	number of visits	1 to 550	
Absence duration	mean duration of periods in between visits	0 to 856.2	min
Plot level			
Crop <i><output></i>	<i><output></i> averaged over banana plants within a plot i.e. : crop visit duration, crop visit frequency and crop absence duration	-	
Time spent on alternative favourable habitats	proportion of time spent by predators on alternative favourable habitats average over all predators in a plot	0 to 0.97	
Time spent on unfavourable habitats	proportion of time spent by predators on unfavourable habitats average over all predators in a plot	0 to 0.08	
Time spent on banana plants	proportion of time spent by predators on banana plants average over all predators in a plot	0.03 to 0.92	

A.6. Initialisation

The model is initialized by assigning habitat types to cells (i.e. simulations of plots), specifying foraging parameters, and distributing predators randomly through the plot.

i. Plot simulations

The processes of generating and selecting plots with different spatial organisation of alternative favourable habitat are described in the flowchart **Fig A.3**, and in the following sections **A.6.1.1** and **A.6.1.2**.

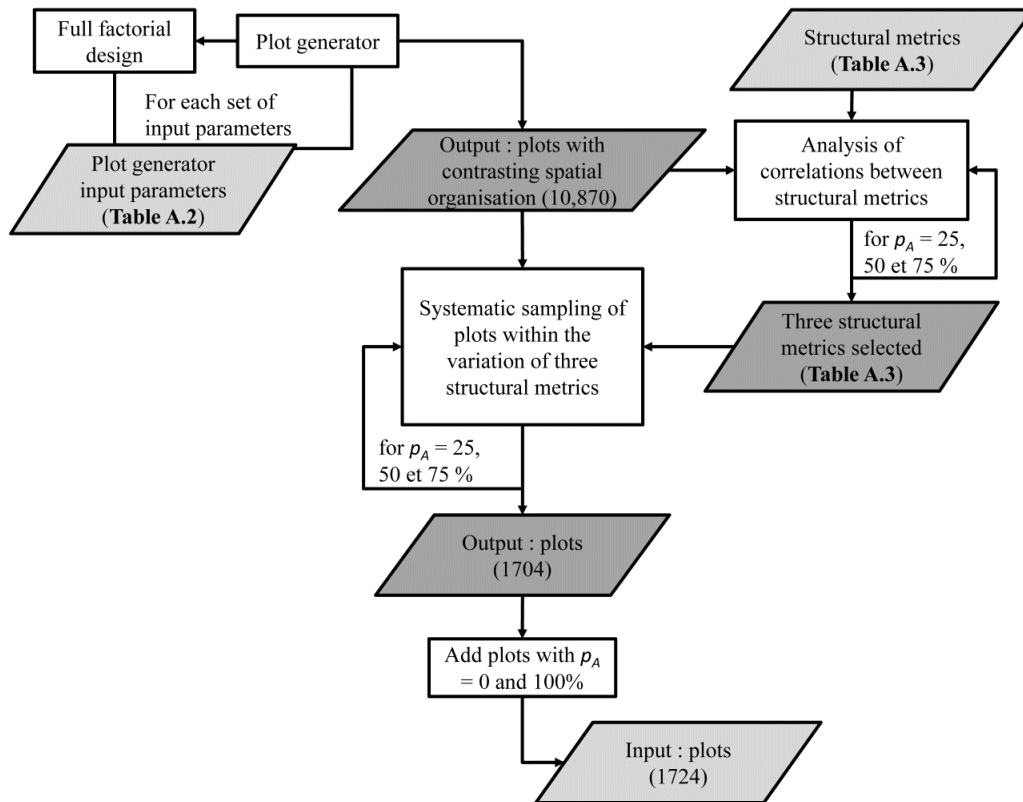


Fig. A.3 : Flowchart for the generation and selection of the 1724 plots input for simulation of Foragescape model. p_A : percentage of alternative favourable habitats.

Plot generator

Plots of banana plants and patterns of alternative favourable habitats were created via a plot generator implemented with Netlogo, which require a set of input parameters including optionally a number that can set the random seed (**Table A.2**). These parameters allow to generate plots with random and aggregated distributions of alternative favourable habitats into clumps, or into regular strips, one per row of banana plants (8 strips) or one every two rows (4 strips). The type of shapes, clump and strips, were chosen to mimic vegetation patterns observed in banana fields or in other orchards, and to produce plots with contrasting spatial organisation. In addition to the plot, the plot generator returns the random seed and a Boolean variable to indicate whether the constraints of shapes imposed by the input parameters have been satisfied or not.

Table A.2: Description inputs parameters for plot generator and range used for plot selection.

Description	Range	Step size	Unit	Parameters names
input parameters				
Percentage of alternative favourable habitats	25 to 75	25	%	p_A
Number of clumps	0 to 20	1	-	nC
Radius of clumps	1 to 10	1	-	rC
Number of strips	4 and 8	4	-	nS
Vertical distance between strips	6 and 12	6	cells	dS
Width of strips	0 to 5	1	-	wS
Random seed (optional)	none	-	-	-

At the start, all spatial units are categorized as unfavourable habitat except for banana plants, located on a square grid every 6 cells. If there is no imposed shape, positions of all alternative favourable cells are randomly chosen within unfavourable cells and the Boolean variable is returned as true. Otherwise, required cells to fill the imposed shapes (number and the size of the strips and the clumps) are compared with the available number of alternative favourable cells given by the percentage of alternative favourable habitats (p_A). If there are not enough available cells, positions of all alternative favourable cells are also randomly chosen within unfavourable cells and but the Boolean variable is returned as false.

If there are enough available cells, a unique cell for all strips and, then, several cells for each clump are randomly chosen within unfavourable habitats. For the strips, the chosen cell also defines the start position of the others strips at a vertical regular distance dS . Overall, there is one start position per strips. All strips are built by turning into alternative favourable cells, first, the unfavourable cells located on the horizontal line including its start position and, secondly, the unfavourable cells located on the horizontal lines below in order to obtain a strip width of wS . All clumps are built by turning into alternative favourable cells the chosen cells and all unfavourable cells around the chosen cells that are located within a radius of rC .

At each step, the unfavourable cells turned into alternative favourable habitat are counted and deducted from the available number of alternative favourable cells. When all shapes are set, the positions of the remaining favourable habitats are randomly chosen within the neighbouring of alternative favourable cells (8 cells). At the end of procedure, the Boolean variable is returned as true.

Plot selection

A full factorial design of the input parameters was followed, and the input parameters were chosen within a range of values and with a step size, that are described in **Table A.2**. In this case, no number was imposed for the random seed.

Most of the spatial metrics that have been developed to account for the configuration and composition of an area have only subtle differences and are often highly correlated (Wang et al., 2014). Among the existing metrics shaping the configuration of habitats (structural metrics), we chose those that indicate the proximity and edge length between alternative favourable habitats and crop, and also the aggregation of favourable. All metrics defined at the plot level are shown in **Table A.3** and were calculated with Netlogo. Therefore, for each set of input parameters, the value of these spatial metrics and the random seed were recorded. This process allowed the generation of 10870 plots that all have different spatial organisation of habitats.

Table A.3: Overview and definitions of spatial metrics. The metrics in bold are those chosen to account for plot spatial configuration and composition of alternative favourable habitats.

Name	Description	Range	Unit
Banana plant level			
e_L	Edge length: number of alternative favourable neighbouring cells (8 neighbours) around a banana plant	0 to 8	cells
d_n	Proximity: distance to the nearest favourable habitat (calculated between the centre of the cells)	0 to 2.4	m
Plot level			
p_A	Percentage of alternative favourable habitats among non-crop habitats	0 to 100	%
Crop edge length	Crop edge length : Average edge lengths between banana plants and the alternative favourable habitats Standard deviation of the edge lengths between banana plants and the alternative favourable habitats Minimum edge length between banana plants and the alternative favourable habitats Maximum edge length between banana plants and the alternative favourable habitats Average distances of banana plants the nearest favourable habitat	0 to 8	cells
Standard deviation of d_n	Standard deviation of distances of banana plants to the nearest favourable habitat Minimum distance of banana plants to the nearest favourable habitat Maximum distance of banana plants to the nearest favourable habitat	0 to 2.4	m
Clumpiness	Proportional deviation of the proportion of like adjacencies involving favourable habitats from that expected under a spatially random distribution (See fragstat documentation 4.2)	-1 to 1	

We then assessed the correlation of all structural metrics shaping alternative favourable habitats configuration (**Table A.3**) independently for each percentage of alternative favourable habitats (25, 50 and 75%) and found that we could classify all structural metrics within three groups in which structural metrics are strongly correlated with each other (>0.6) (data not shown). We choose three structural metrics to represent each group of spatial variation: one group represented aggregation (*Clumpiness*), one represented the mean number of favourable neighbours (Crop edge length), and one represented the local variability for banana plant vicinity (Standard deviation of distances of banana plants to the nearest favourable habitat).

To obtain homogeneous variation and to decrease the number of plots for simulations, we sampled plots systematically within a 3-dimensional grid ($20 \times 20 \times 20$) of the three chosen structural metrics; this was done independently for each percentage of alternative favourable habitats. This yielded 1704 plots (360, 681, and 663 plots with $p_A = 25, 50$ and 75% , respectively) defined by a set of input parameters of the plot generator and a random seed. The number of plots with the indicated percentages differed because each percentage did not allow the same variation of the targeted metrics. Ten plots with $p_A = 0\%$ and 10 plots with $p_A = 100\%$ were also included to study limit cases.

ii. Foraging parameters

The values used in our case study for each model parameter are given in **Table A.4** and were based on the published literature and on our personal observations. In particular, movement parameters used in the submodel *Forage* were set using published data from field and laboratory experiments on the European earwig (*Forficula auricularia* [L.]) and personal observations on *E. caraibea*; data for the latter species were especially used to set the order of magnitude for movements (**Table A.4**). Predator maximal running speed was used to set the limit for step length in unfavourable habitats and the order of magnitude for other step length parameters. Step length in favourable habitats was difficult to find in the literature and to estimate from predator maximal running speed because step length can be reduced by multiple behaviours such as resting, searching, feeding, etc. Besides, most studies on ground-dwelling arthropods consider daily movement (Lamb, 1975; Corbett et Plant, 1993; Charrier et al., 1997; Vinatier et al., 2011), and those that consider finer time scales used remote sensing techniques that may have stressed the insects (Wallin et Ekbom, 1988). We hypothesize that speed measured as the net displacement per minute in a favourable habitat will be substantially less than the maximal running speed but also greater than the average daily speed in favourable habitats that was found with a mark-and-recapture experiment with *F. auricularia* (see **Table A.4**). We set the movement in favourable habitats at 30 times lower than in the unfavourable habitats. Standard deviations of step lengths were set lower but near the mean values to account for potential noise in movement.

Table A.4: Overview of foraging parameters and values for the model

Description	Value	Unit	References
Number of predators	700		According to the adult density of <i>E. caraibea</i> found in a field experiment (section 2).
Daily activity period	360	min	Daily activity period (6 h) based on activity observation of Forficulidae (Joachim et Weisser, 2015) and on <i>E. caraibea</i> (for 2 days, 10 adults were observed each 30 min; mean activity of 5:45, unpublished data).
Movement parameters			
- Minimum length step	0.001	cells/min	No negative step length
<i>on favourable habitat:</i>			
- Average length step	0.1	cells/min	Order of magnitude based on mark-and-recapture experiments on <i>Forficula auricularia</i> [L.] (Lamb, 1975) in quadrats with shelters. Mean net displacement between 1.2 m/day (0.008 cells/min) and 4.1 m/day (0.028 cells/min) with many 0 displacements.
- Standard deviation of length step	0.05	cells/min	
- Maximum length step	1	cells/min	maximum of net displacement observed of 8 m/day (0.056 cells/min)
- Concentration of turning angle	0.5		Movements are sinuous
<i>on unfavourable habitat:</i>			
- Average length step	3	cells/min	based on the known speed capacity for <i>F. auricularia</i> (3 cm/s; Van Heerdt 1946 in Lamb, 1975) and observation of <i>E. caraibea</i> (unpublished data).
- Standard deviation of length step	1	cells/min	
- Maximum length step	5	cells/min	
- Concentration of turning angle	0.8		Movements are almost straight
<i>Probability of crossing edges:</i>			
- favourable toward unfavourable	0.05		
- unfavourable toward favourable	1		

iii. Initial locations of predators

All predators are randomly distributed in the plot. To avoid the influence of initial locations, the submodel *Banana plant observation* only begins to record predator visits after 1 day of foraging ([Fig. A.2](#)).

A.7. Input data

No input data change over time in the model.

A.8. Submodels

Forage

In a favourable habitat, we assumed that predators can rest or search for resources while protected from higher trophic level predators; as a result, their movements are slower and more sinuous than in an unfavourable habitat. Therefore, predator movements are a correlated random walk with parameters depending on predator location. Step lengths of predators follow a truncated normal distribution characterized by means, standard deviations, and minimum and maximum values (**Table A.4**). Turning angles follow a Cauchy distribution characterized by concentration parameters (Martin et Fahrig, 2015) (**Table A.4**). When the concentration parameter is near 1—as is the case in an unfavourable habitat—movement is almost straight; as the concentration parameter decreases to zero, movement is increasingly sinuous.

Apart from movement changes, we also consider that crossing an edge between habitats can affect foraging movement. Indeed, leaving a profitable place and searching for a potentially better place with a chance of being exposed to predation, referred as habitat selection, is a key decision faced by any forager (Morris, 1987). It follows that the probability that predators cross an edge to enter an unfavourable habitat is lower than 1 (**Table A.4**).

Consequently, predator's movement in the submodel *Forage* differ substantially according to the predator's prior position (**Fig. A.3c**). If the predator is in a favourable habitat (**Fig. A.3a**), it moves slowly and sinuously and its crossing towards unfavourable habitats is allowed with a given probability (**Table A.4**). If the predator is in an unfavourable habitat (**Fig. A.3b**), it moves quickly and straight and stops in the closest favourable habitat encountered. The latter suppresses unrealistic situations in which predators jump over a favourable habitats and land into an unfavourable habitat. Detailed information on procedures and examples are provided **Fig. A.3**.

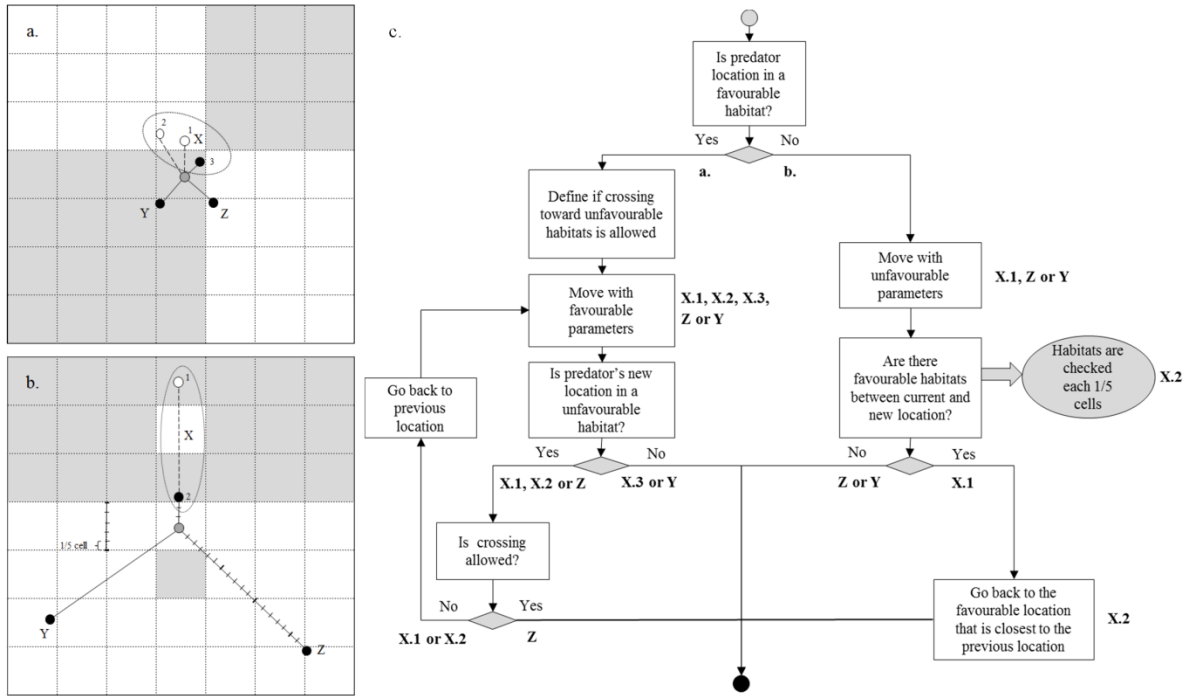


Fig. A.4: Examples of predator movements and procedures for determining predator movements in the submodel *Forage*. Grey circles represent initial location of predators at the beginning of the time interval, white circle represent possible intermediate tried locations, and black circle represent the final location at the end of the time interval. Grey cells represent favourable habitat, and white cells represent unfavourable habitat. a. represents three examples of predator's movement toward favourable (Y and X.3) and unfavourable habitat (Z) for an initial location in favourable habitat. For the final location X.3, the predator was not allowed to cross toward unfavourable habitats and the numbers represent the order of all tried locations before the final one. b. represents three examples of predator's movement toward favourable (X.2) and unfavourable habitat (Y and Z) for an initial location in unfavourable habitat. c. is the flowchart of procedures in the submodel *Forage*.

Because we consider a short time period, all movement hypotheses are constant for each individual and through time. Because we focus on daily foraging movements, we have neglected mechanisms associated with population dynamics (mortality and reproduction) and with landscape movements (immigration and emigration). Because we expect the numerical response of a generalist predator to be either slow or independent of pest numbers, change in pest number should not greatly influence predator abundance for the short time period considered (Landis et al., 2000). Moreover, banana fields are typically located in tropical areas. Those areas differ from temperate areas in that they do not exhibit the post-winter recolonization processes that are very important for pest control (Corbett et Plant, 1993).

Banana plant observation

Each banana plant records in a numeric list the number of predators which are present in its cell.

B. Standard deviation of the duration of periods in between visits at the banana plant level

The standard deviation of the durations of period in-between visits was calculated for the 64 banana plants of all 1724 simulations of the model (1724 plots). We found that it was strongly correlated to the absence duration (mean duration of periods in between visits) (Fig B.2), but that the relationship was changed when banana plant were in contact with favourable habitats ($d_n=1$). In this case, the standard deviation of the duration of periods in-between visits was more reduce than their mean (absence duration). Nevertheless, the pattern of results for standard deviation of the durations of period in-between visits was similar to absence duration (Fig. B.2).

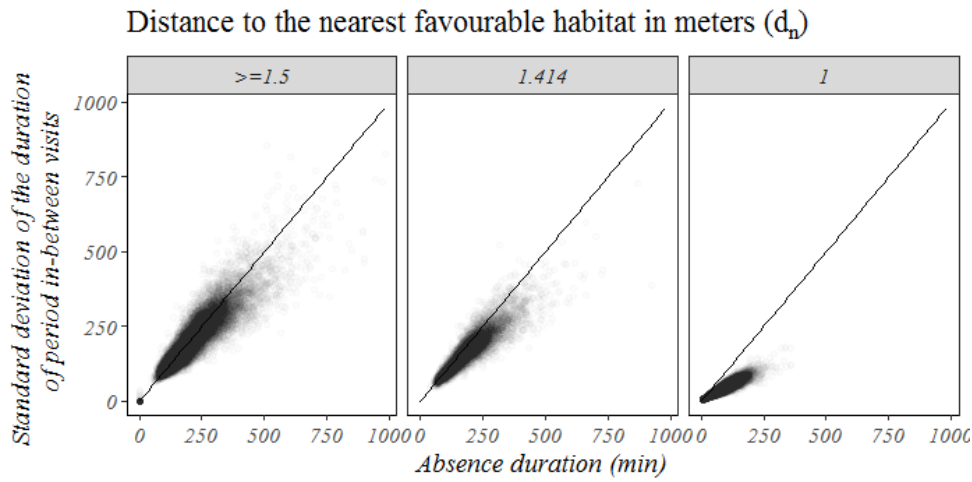


Fig. B.1: Relationship between the standard deviation of duration of periods in between visits and absence duration as affected by distance to the nearest favourable habitat (d_n). The black line represents the equation $y=x$.

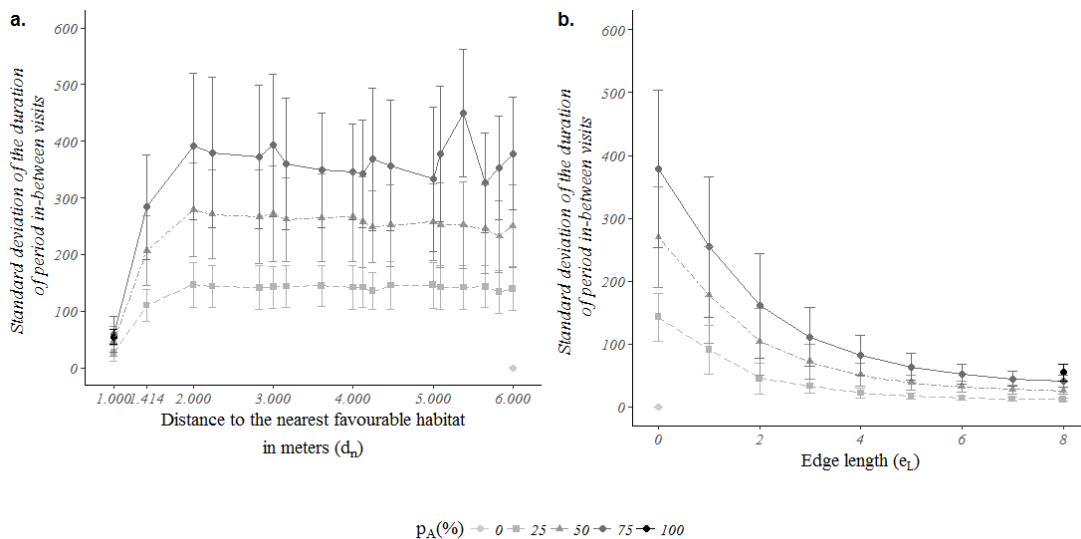


Fig. B.2: Effect of percentage of alternative favourable habitats (p_A) and local spatial metrics on the standard deviation of duration of periods in between visits at the banana plant level. Variations in p_A are represented with shades of grey. The effect of d_n and e_L (a. and b.).

C. Linear models

Table C.1: Linear model results

Model	Percentage of explained variance		R^2
Banana plant level			
	e_L	p_A	$el: p_A$
visit frequency ~ $e_L * p_A$	82.82%	2.29%	<u>2.35%</u> 87.45%
1 banana plant sampled in each 1724 plots to avoid covariation between e_L and p_A .			
Plot level			
	time spent on banana plants		
<i>crop visit duration</i> ~ time spent on banana plants	99.10%		99.10%
<i>Plot with $p_A = 0\%$ were not taken into account.</i>			
x% : positive effect ; <u>x%</u> : negative effect			
Abbreviations			
p_A : percentage of alternative favourable habitats			
e_L : edge length			
time spent on banana plants: proportion of time spent by predators on banana plants averaged over all predators in a plot			
crop visit duration: proportion of total time with visits averaged over banana plants within a plot			

These linear models were performed with packages *stats* (3.4.1).

D. Qualitative analysis of model parameter value choices

Different values of foraging parameters were tested to explore how parameter values affected the response of banana plant visits to spatial organisation (**Table D.1**). For the movement parameters, we tested altogether the variation of parameters that determined the same step length distribution (mean and standard deviation), so that movement was still biologically meaningful and relevant for the questions we asked in the present study.

Table D.1: Overview of tested values for the model parameters for all three situations described below. Numbers in bold are the values used for the case study.

Tested cases	Number of predators					Global speed				Speed differences		
Set of parameters	175	350	700	1400	1	/2	/4	/10	/60	/30	/15	
Number of predators	175	350	700	1400	700	700	700	700	700	700	700	700
Movement parameters												
on unfavourable habitat:												
- Average length step	3	3	3	3	3	1.5	0.75	0.3	3.05	3	2.91	
- standard deviation of length step	1	1	1	1	1	0.5	0.25	0.1	1.03	1	0.98	
on favourable habitat:												
- Average length step	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.05	0.025	0.01	0.05	0.1	0.19	
- standard deviation of length step	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.025	0.0125	0.005	0.02	0.05	0.07	

We run model simulations for each set of parameters, changing the tested cases (number of predators, global speed and speed differences) one at a time, for all the 1724 plots (18964 simulations), similarly to the case study. For each tested cases, relationships between banana plant visit metrics and spatial metrics were checked at the banana plant level for the percentages of alternative favourable habitats of 50%. We found that parameters values affected some values of the banana visit metrics. Visit duration was increased by higher number of predator, but did not change much with global speed (up to a 4 times reduction) and speed differences. Visit frequency was increased and absence duration was decreased by higher number of predator, higher global speed and lower speed differences. However, overall, we found that patterns of results were qualitatively similar for most parameter values and started to diverge only when global speed was reduced 10 times.

D.1. Number of predator

We found that patterns of results were qualitatively similar to the case study. An increase in predator number resulted in an increase in visit duration, an increase in visit frequency and a decrease in absence duration (**Fig. D.1**). We found that the decrease in predator number was qualitatively similar to the effect of the increase in the percentage of alternative favourable habitats (p_A).

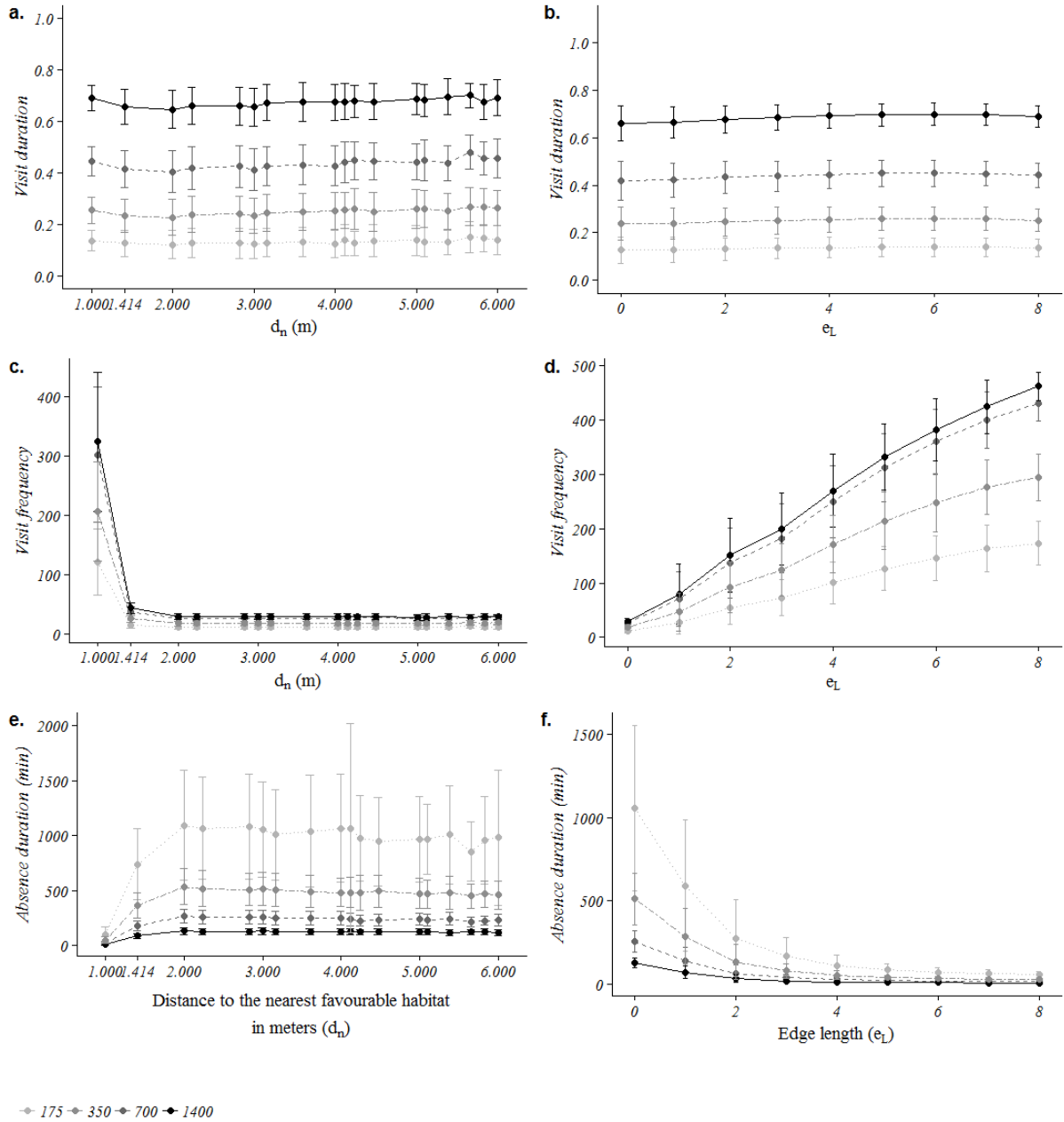


Fig. D.1: Effect of predator number and spatial organisation on vd and aD for a p_A of 50%. Predator number decreases from 1400 to 700, 350, and 175 as the darkness of the lines decreases. The effect of d_n and e_L on visit duration (a. and b.), visit frequency (c. and d.), and absence duration (e. and f.).

D.2. Global speed

In order to test only the effect of changes in step lengths on both favourable and unfavourable habitat (global speed), all set of movement parameters on both habitat types were changed with a similar proportion (**Table D.1**).

We found that lower global speed decreased visit frequency and increased absence. Overall, pattern of results were qualitatively similar to the case study until speed was reduced 4 times, and started to diverge for visit duration and absence duration when speed was reduced 10 times (**Fig. D.2**). In particular, we found that a lower global speed induced an increase in visit duration and a decrease in absence duration when the distance to the nearest favourable habitat (d_n) increased (**Fig. D.2 a & e**). We also found that the lowest global speed (/10) modified edge length (e_L) effect on visit duration (decrease) and absence duration (no clear decrease). A very low global speed (/10) reduced visit duration and induced some very long and variable periods in-between visits (absence duration) that are no longer explained by e_L but more by d_n .

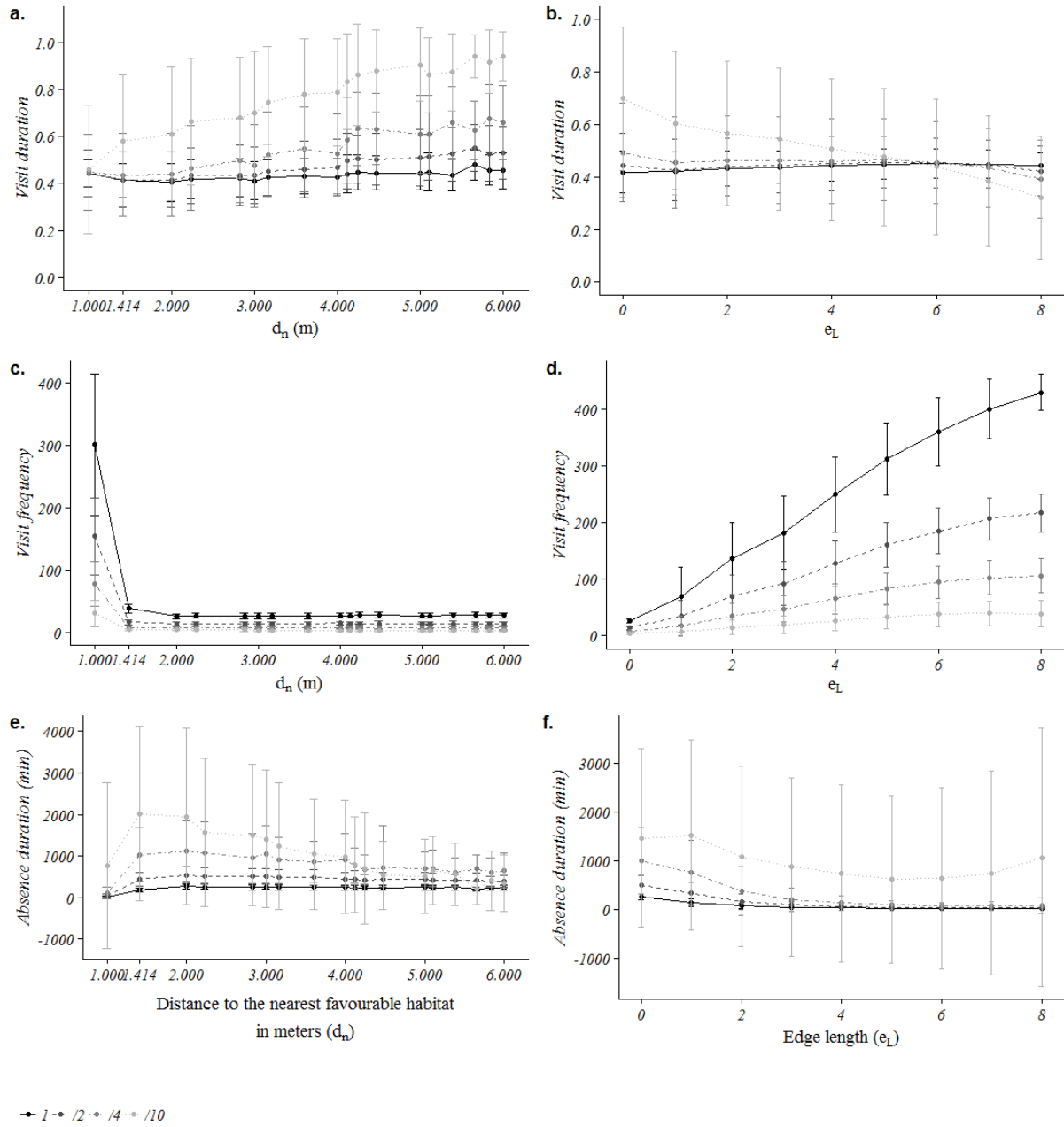


Fig. D.2: Effect of local spatial organisation on visit output at the banana plant level for lower predator speeds on both favourable and unfavourable habitat and for a percentage of alternative favourable habitats (p_A) of 50%. Solid lines represent normal speed (case study); dashed, dotted, and two-dashed lines represent foraging movements with all speed parameters (favourable and unfavourable) divided by 2, 4, and 10, respectively. In each case, the number of buffering days before recording predator behaviour was proportional to the decrease in speed: 2, 4, and 10 days, respectively.

D.3. Speed differences

In order to test only the effect of difference of step lengths between favourable habitats and unfavourable habitats, and not the effect of global speeds, all set of movement parameters had identical global speeds (identical mean of each step length parameters, mean and standard deviation of step length, when calculate over favourable and unfavourable habitat) (**Table D.1**).

We found that higher speed differences have little influence on visit duration, decreased visit frequency and increased absence duration (**Fig. D.3**). Pattern of result for visit metrics and spatial metrics remained similar to case study, but lower speed differences accentuate the increase in visit frequency and the decrease in absence duration with edge length (ℓ_L) (**Fig. D.3 d & f**). We also found that higher speed differences induced a slight increase in visit duration and a decrease in absence duration when the distance to the nearest favourable habitat (d_n) increased (**Fig. D.3 a & e**). This result is similar to the effect of decreasing all speeds together (**Fig. D.2 a & e**) and showed that lower speeds on favourable habitat can increase visit duration only when alternative favourable habitat are far away.

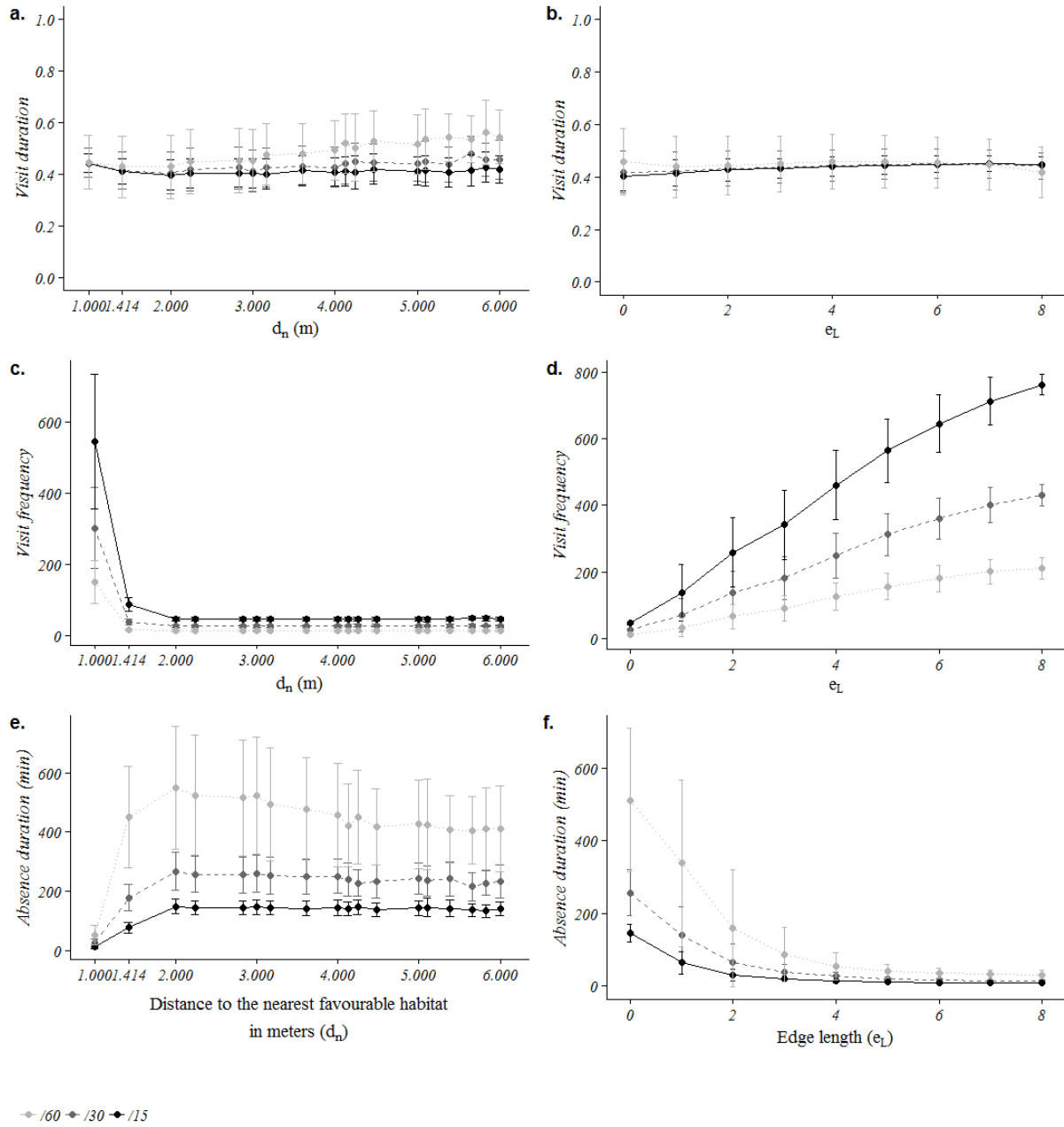


Fig. D.3: Effect of local spatial organisation on visit summary statistics at the banana plant level for lower and higher speed differences between favourable and unfavourable habitats and for a percentage of alternative favourable habitats (p_A) of 50%. Dark grey dashed lines represent normal speeds (case study); Black solid and light grey dotted lines represent foraging movements with a lower speed differences (/30) and a higher speed differences (/60), respectively. In each case, mean of step length parameters between favourable and unfavourable habitat is identical.

E. Effect of crop edge length and standard deviation of d_n on visit summary statistics at the banana plant level.

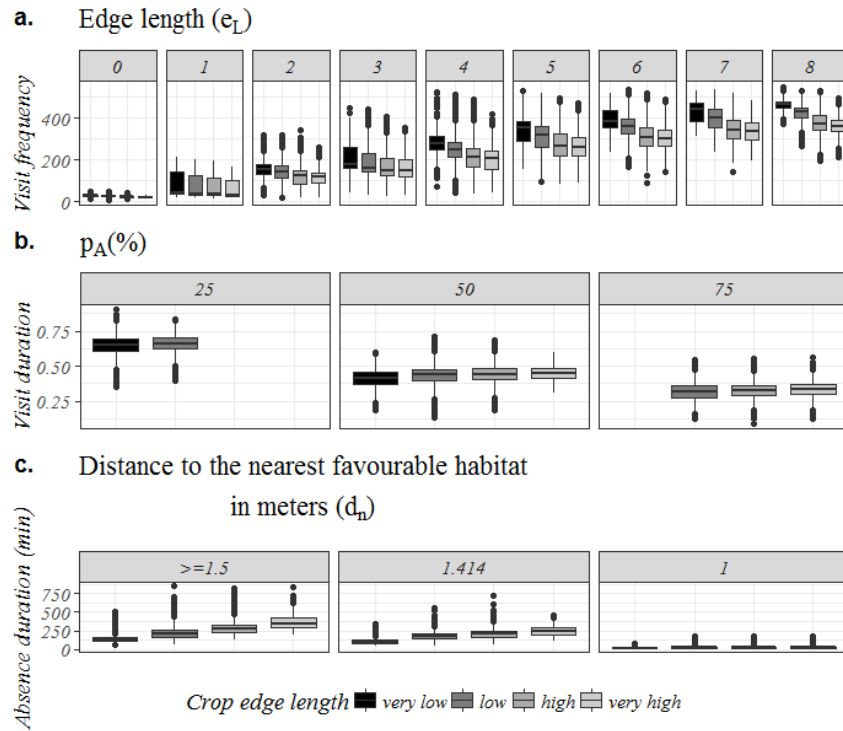


Fig E.1: Effect of the crop edge length on visit summary statistics at the banana plant level.

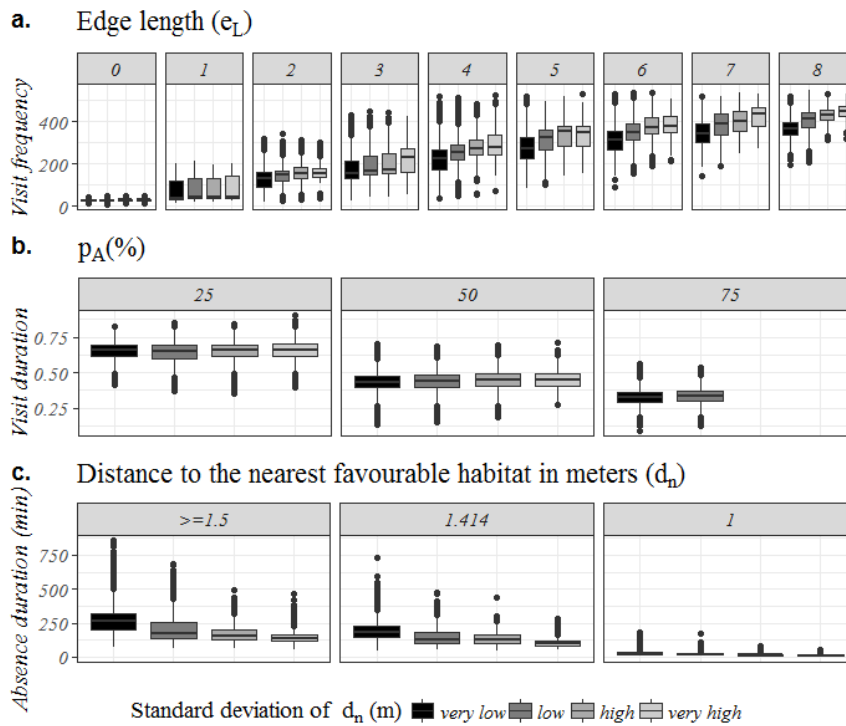


Fig E.2: Effect of the standard deviation of d_n on visit summary statistics at the banana plant level

Chapitre 4 : Effet des habitats sur le comportement de prospection du dermaptère *Euborellia caraibea*.

Avant-propos

Dans ce chapitre, deux sections distinctes sont présentées. La première section cherche, au moyen d'une étude expérimentale, à évaluer l'effet des habitats, les résidus de bananier en particulier, sur le comportement de prospection du dermaptère *Euborellia caraibea*. Elle est présentée sous la forme d'un article qui sera soumis après traduction dans un court délai. La deuxième section est une mise en perspective rapide des résultats obtenus, au moyen du modèle Foragescape (chapitre 3) paramétré avec les données expérimentales de la première section.

1. Les résidus de bananiers modifient le comportement de prospection d'un arthropode prédateur généraliste des bananeraies de la Martinique: analyse des déplacements nocturnes du dermaptère *Euborellia caraibea* en mésocosme expérimental.

1.1. Introduction

L'interaction entre les déplacements des animaux et l'hétérogénéité spatiale est un processus clef pour de nombreuses stratégies de gestion des organismes vivants, comme le contrôle biologique par conservation (CBC) (Schellhorn et al., 2014). Dans le cadre du CBC, des stratégies de maintien ou d'ajout d'habitats favorables aux ennemis naturels dans les agrosystèmes peuvent favoriser des populations plus importantes de prédateurs en leur procurant des ressources trophiques ou des abris (Landis et al., 2000). Cependant, ces stratégies sont également conditionnées par la capacité des habitats à permettre la co-occurrence spatiale et temporelle des ravageurs et de leurs ennemis naturels (Tscharntke et al., 2016). Manipuler cette co-occurrence n'est pas évident, en particulier à l'intérieur des parcelles agricoles (Al Hassan et al., 2013), et représente une difficulté récurrente pour l'efficacité du CBC (Kremen et al., 2007; Delattre et al., 2019). La présence d'habitats favorables aux ennemis naturels dans les agrosystèmes peut affecter leurs déplacements de prospection et en conséquence affecter leur capacité à trouver et capturer les ravageurs. Une implantation d'habitats favorables à distance des zones d'infestation du ravageur pourra, par exemple, détourner les prédateurs généralistes des ravageurs (Symondson et al., 2002). Comprendre la manière dont ces habitats affectent le comportement de prospection des prédateurs généralistes à l'échelle de la parcelle est donc un enjeu important pour le CBC.

Il existe peu d'études qui s'intéressent à l'effet des habitats sur les déplacements de prospection pour la nourriture, c'est-à-dire un mouvement actif par lequel un animal cherche à trouver des ressources trophiques (Bell, 1991). La plupart des études qui s'intéressent aux comportements de prospection des animaux étudient l'impact de la distribution de leurs ressources trophiques (Smith, 1974; Kareiva et Odell, 1987; Bianchi et al., 2009a; Valeix et al., 2009; Bianchi et al., 2010). Une hypothèse souvent avancée est que les prédateurs intensifient leur recherche dans les zones qui contiennent une forte densité de proies, c'est-à-dire qu'ils adoptent un déplacement plus lent et plus sinueux (Smith, 1974; Kareiva et

Odell, 1987; Benhamou et Bovet, 1989; Bell, 1991). Or, ces approches centrées sur la distribution des proies sont plus difficilement utilisables dans le cadre du CBC, dont le levier le plus accessible est la manipulation des habitats au sens large (une occupation du sol par des végétaux ou des résidus de culture) (Landis et al., 2000). D'autres études s'intéressent à l'effet des habitats sur les déplacements des animaux, mais avec un focus sur le processus de la dispersion, à l'échelle des paysages, et à des fins de conservation ou de contrôle (Wiens et al., 1997; With et al., 1999; Zollner et Lima, 1999; Goodwin et Fahrig, 2002; Van Dyck et Baguette, 2005b; Delattre et al., 2010; Delattre et al., 2018). Dans les paysages agricoles, de nombreux travaux ont été réalisés en particulier sur le déplacement de carabes (Charrier et al., 1997; McIntyre et Wiens, 1999; Morales et Ellner, 2002). Dans ces études, on retrouve à nouveau une variation de la sinuosité des déplacements de prospection, les mouvements lents et sinueux étant cette fois observés dans les habitats qui sont favorables à une espèce (Zollner et Lima, 1999; Van Dyck et Baguette, 2005b).

L'effet des habitats et des ressources sur les déplacements animaux, pourtant, n'est a priori pas équivalent. D'une part, les habitats peuvent fournir des ressources non trophiques qui peuvent également affecter leurs déplacements, comme des abris contre la prédation (Fortin et al., 2005; Zollner et Lima, 2005) ou un microclimat favorable (Dias et al., 2012). D'autre part, il existe une distinction entre ressources disponibles et perception de ces ressources par l'individu en déplacement. En effet, les habitats peuvent fournir des indices indirects aux prédateurs sur les potentielles ressources trophiques qu'ils contiennent (Schlaepfer et al., 2002). La précision et la fiabilité de ces indices peuvent varier considérablement en fonction du type de stimulus et de la distance à la ressource (Vet et Dicke, 1992). Cette distinction entre ressource et perception de la ressource existe aussi pour des ressources non trophiques. On parle, par exemple, de risque de prédation perçu par les oiseaux qui peut être distinct du risque réel (Whittingham et al., 2006). Ces distinctions entre ressources fournies réellement et perception des ressources par les organismes rendent possible des situations dites de « pièges écologiques » où les organismes peuvent être attirés dans des zones qu'ils perçoivent comme favorables alors qu'elles ne le sont pas (Schlaepfer et al., 2002; Delattre et al., 2018). Ces approches rendent cependant possibles des perspectives de gestion pour le contrôle biologique comme les stratégies de push-pull qui cherchent à éloigner les ravageurs des cultures aux moyens de plantes répulsives et attractives (Cook et al., 2007). Dans le contexte du CBC, on peut imaginer attirer – grâce à ces stimuli manipulés par la gestion humaine – des populations de prédateurs dans les zones où le service de contrôle doit être rendu, même si ces zones ne sont pas celles qui contiennent le maximum de ressources ou le risque de mortalité minimal.

Dans cette étude, nous avons cherché à savoir si les déplacements de prospection des ennemis naturels à l'échelle intra-parcellaire pouvaient être affectés de la même manière que les mouvements de dispersion sont affectés par les habitats, c'est-à-dire si leurs déplacements de prospection sont bien plus sinueux et plus lents dans les habitats qui leur sont favorables, sans modification de la disponibilité en ressources.

Nous nous sommes intéressés à l'effet de deux occupations du sol très présentes dans les bananeraies de la Martinique, le sol nu et les résidus de bananier, sur les déplacements d'une espèce de dermaptère, *Euborellia carai-bea* (Hebard). Peu étudiée jusqu'à présent, cette espèce est un prédateur généraliste endémique de la Martinique (Brindle, 1971) et prédateur occasionnel d'un ravageur important du bananier, le charançon *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Mollot et al., 2014; Carval et al., 2016). Les résidus de bananiers, probablement par l'humidité et les abris qu'ils leur procurent, semblent être un habitat privilégié par *E. carai-bea* dans les bananeraies (cf. **chap. 2**). Nous avons donc cherché à savoir si les déplacements d'*E. carai-bea* étaient bien plus sinueux et plus lents sur les résidus de bananiers, habitats a priori favorables pour cette espèce, que sur le sol nu, habitat a priori défavorable. Pour cela, nous avons mis au point une méthode de suivi vidéo des déplacements de cette espèce dans

des reproductions en mésocosme expérimental d'occupations de sol nu et de résidus de bananiers. En effet, sa vie nocturne et enfouie sous les résidus de bananiers n'a pas permis de suivre cette espèce par des méthodes visuelles (**chap. 2**). De plus, nous n'avons pas pu mobiliser les récentes méthodes de suivi d'insectes par télémétrie (Kissling et al., 2014), principalement à cause du poids trop faible de cette espèce (maximum 27 mg ; Coulis et Joly, 2017) et de la gêne qu'un émetteur aurait engendrée sur son déplacement. Les déplacements dans des couverts végétaux ont également été testés en parallèle de l'expérience présentée dans cette étude, mais les résultats sont encore en court d'analyse et ne seront pas présentés dans ce manuscrit.

1.2. Matériels et méthodes

1.2.1. Dispositif expérimental

Deux arènes de 1 x 1 m ont été construites à partir d'un fond carré blanc en PVC expansé de 1 m² et de bordures de 20 cm de hauteur en Plexiglas®. Chaque arène contient 22 x 22 alvéoles de 4.5 cm de cotés (plaques de semis jointes hermétiquement entre elles à l'aide de scotch et de colle chaude sans solvant) (**Fig. IV- 1a**). Les extrémités des plaques de semis jointes sont raccordées aux hauts des bords en Plexiglas® à l'aide de bâches plastiques transparentes enduites de talc, de manière à empêcher la fuite des dermaptères (**Fig. IV- 1b**). Ces plaques ont été remplies de terreau et saupoudrées de 0.5 cm de sol tamisé prélevé dans une bananeraie expérimentale du CIRAD (site Rivière lézarde, 14°39'N, 60°58'W).

Ces deux arènes ont été utilisées pour reproduire en mésocosme expérimental une zone de déplacement sur des résidus de bananier, un habitat considéré comme favorable dit « résidus », et sur du sol nu, une occupation du sol considérée comme défavorable dite « sol nu ». L'arène « sol nu » est simplement constituée de sol tamisé comme décrit plus haut (**Fig. IV- 1c, d & e**). Pour l'arène « résidus de bananiers », des feuilles de bananiers séchées (gainés, pétioles, nervures, et limbes) ont été prélevées dans une parcelle de variétés anciennes de bananiers sur le site du Petit Morne en Martinique (CAEC CIRAD ; 14°37'N, 60°58'W). Ces feuilles ont été découpées en carrés de 3 à 4 cm environ et superposées sur environ 1 cm (3 couches) (**Fig. IV- 1f**). Ces unités de résidus ont été disposées régulièrement au-dessus de chaque alvéole et ont été fixées au moyen d'un grillage de 1 x 1 m, de fils de fer et de colle chaude sans solvant (**Fig. IV- 1g & h**). Un espace entre chaque unité de résidus a été maintenu pour permettre la détection des déplacements de dermaptères. Des plateformes blanches circulaires de 6.5 cm de diamètre ont été positionnées au centre de chaque arène afin d'y réceptionner le dermaptère dans son abri en début d'expérience (cf. **section 2.3**).

Les 2 arènes ont été placées sous 2 caméras sensibles aux infrarouges Trendnet TV-IP310PI (3 mégapixels) disposées à environ 1.20 m au-dessus de la plateforme blanche, et 2 x 4 projecteurs à 48 LED infrarouges (CCTV, Mixed-gadgets, Chine), permettant un éclairage renforcé sur les coins de l'arène. Les lumières rouges ou infrarouges sont communément utilisées pour observer le comportement des dermaptères (Diehl et Meunier, 2018) ou d'autres insectes nocturnes, car on estime qu'elles sont invisibles aux insectes (Heise, 1992; Gibson, 1995; Drees et al., 2008; Guy et al., 2008; Dias et al., 2012). Les lumières infrarouges ont été cependant préférées, car elles sont plus sûres pour observer le comportement nocturne (Allema *et al.*, 2012). Pour observer les déplacements des dermaptères, l'ensemble des arènes, du dispositif vidéo et des lumières infrarouges ont été placés dans une chambre climatique maintenue à 25 °C, avec des LED produisant une lumière blanche artificielle selon une photopériode de 18:6 (**Fig. IV- 1d & g**). Les films des caméras ont été enregistrés en parallèle au moyen d'un commutateur réseau, un NAS Synology DS216 et le logiciel Surveillance Station.

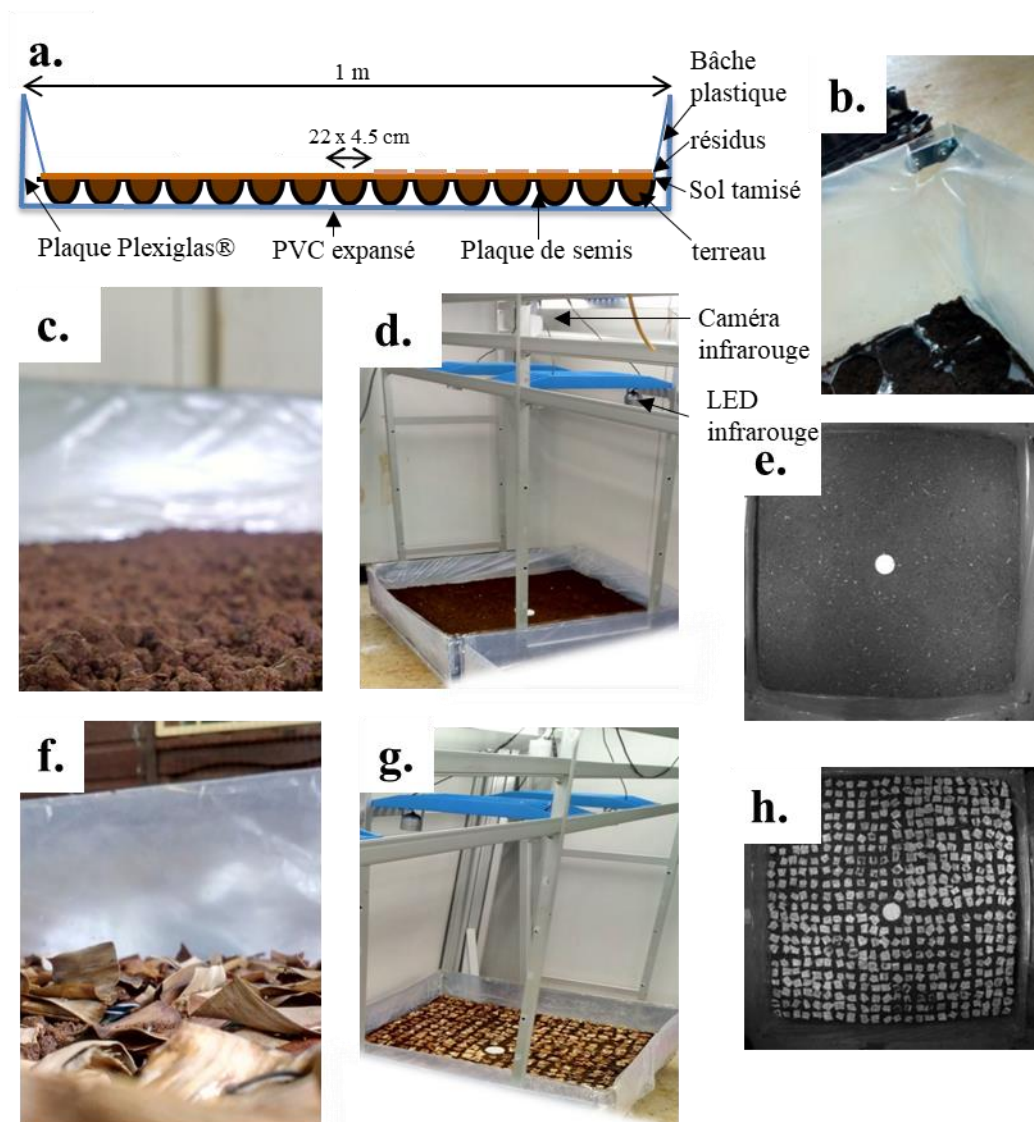


Fig. IV- 1 : Dispositif expérimental pour le suivi d'*E. caraibea* dans des milieux hétérogènes : a. schéma d'une arène, b. raccordement étanche des plaques de semis, de la bâche plastique et des bords en Plexiglas®, c. et d. photos du dispositif pour l'arène « sol nu », f. et g. photos du dispositif pour l'arène « résidus », e. et h. images extraites des vidéos nocturnes infrarouges pour l'arène « sol nu » et « résidus », respectivement.

1.2.2. Capture et maintien en laboratoire d'*Euborellia caraibea*

Trente-cinq *E. caraibea* adultes ont été capturés sur une parcelle de variétés anciennes de bananiers sur le site du Petit Morne en Martinique. L'espèce et le sexe des dermaptères adultes capturés ont été déterminés au moyen de documents spécialisés sur les dermaptères des Caraïbes (Brindle, 1971). Au total, 17 et 18 *E. caraibea* (dont 5 mâles par groupe) ont été testés pour chacune des 2 modalités « sol nu » et « résidus », respectivement. Une répétition manque pour l'arène « sol nu », car un cafard s'était introduit dans une arène, perturbant clairement les déplacements.

Ces dermaptères ont été maintenus entre 5 et 34 jours en laboratoire avant le début de l'expérience dans des boîtes non hermétiques de 6 cm de diamètre dans une pièce maintenue à 25°C avec une lumière artificielle suivant une photopériode de 6:18. Chaque boîte contenait une source d'eau, de la nourriture en abondance et des abris constitués d'un carton ondulé (voir dispositif de maintien en [Annexe A](#)).

1.2.3. Déroulement expérience

Au moins 24 heures avant le début d'une expérience sur un dermaptère, un carré de tissu réfléchissant d'environ 1mm de côté (marqueur) a été collé avec de la colle forte (cyanoacrylate, super glue®) sur son pronotum afin d'accentuer le contraste et donc sa visibilité dans l'arène (**Fig. IV- 2**). D'après les connaissances sur le dermaptère *F. auricularia* (Lamb et Wellington, 1974), le dépôt de super glue sur le pronotum permet d'éviter les effets négatifs de produit avec solvants (voir protocole de marquage détaillé en **Annexe B**). Chaque jour d'expérience, les dermaptères marqués étaient choisis par ordre de capture et répartis alternativement entre les 2 modalités de manière à homogénéiser tout effet d'âge des arènes ou de temps passé par les dermaptères en captivité. Au final, sur les 28 dermaptères recapturés après une nuit dans l'arène, seuls 4 n'avaient plus leur marqueur.



Fig. IV- 2 : Photo d'un dermaptère *E. caraibea* avec son marqueur (photo personnelle)

Le jour de l'expérience, les abris contenant les dermaptères étaient déposés sur les plateformes blanches à 17h00. Les caméras filmaient ensuite les arènes de 17h30 à 8h00, incluant toute la période d'extinction des LED de lumière blanche de 18h00 à 6h00 et correspondant à la période d'activité estimée pour *Euborellia caraibea* dans des conditions d'éclairage extérieur (voir expérience préliminaire en **Annexe C**). En définitive, le visionnage ultérieur des débuts de chaque vidéo a permis de confirmer que l'intégralité des dermaptères testés est bien sortie après l'extinction des lumières.

Pour retirer ou tuer les dermaptères issus des expériences précédentes ou les éventuels organismes qui se seraient introduits, les arènes étaient sorties à l'extérieur, la grille de résidus retirée et les sols nus exposés au soleil la journée suivant l'expérience. En tout, 28 dermaptères ont pu être retrouvés : 82% et 77.8% pour « sol nu » et « résidus », respectivement. Les arènes étaient ensuite arrosées et replacées dans la chambre climatique avant 16 :00.

Tous les débuts de vidéos ont été visionnés pour confirmer la sortie des dermaptères avec leur marqueur et pour noter leur heure de sortie de la plateforme blanche.

1.2.4. Extraction des trajectoires

Les déplacements d'un dermaptère sont observés au moyen d'une série temporelle de localisations dans l'espace. Dans cette étude, une trajectoire d'un dermaptère est définie par un ensemble de localisations successives (=points) dans une même arène respectant deux critères de jonction : un critère de durée maximale et un critère de distance maximale entre deux localisations successives. Ces critères de jonction permettent de définir chaque trajectoire comme une section cohérente de mouvement d'un unique dermaptère. Les critères utilisés seront précisés dans les paragraphes suivants au fur et à mesure des différentes étapes d'extraction des trajectoires.

Nous avons obtenu 35 x 14.5 heures de vidéos (1024 x 768 ; 1 image/s), entre le 26 avril et le 29 mai 2017. L'extraction des trajectoires dans les arènes a été effectuée à l'aide du logiciel de traitement d'image ImageJ (Schindelin *et al.*, 2012), du package *TrackMate* (Tinevez *et al.*, 2017), puis de traitements sur le logiciel R (R Core Team, 2018) avec l'aide du package *adehabitatLT* (Calenge, 2006). L'extraction a eu pour objectif d'obtenir une unique localisation de dermaptère par arène et par unité de temps, dans le but d'en extraire l'activité et les trajectoires au sein de chaque arène. Les techniques

classiques d'extraction de trajectoires à partir de vidéos consistent synthétiquement à détecter la position du dermaptère sur chaque image (point), souvent à l'aide d'une différence de contraste entre le dermaptère et l'arrière-plan, puis à retracer la trajectoire en précisant des critères de jonction comme la durée ou la distance maximale entre deux points successifs observés (Tinevez et al., 2017). Le dispositif expérimental de cette étude a posé, cependant, un certain nombre de problèmes spécifiques pour l'extraction: i) un bruit de fond important causé par les arrière-plans hétérogènes et la lumière infrarouge, ii) une présence de plusieurs dermaptères simultanément dans certaines arènes lorsqu'un dermaptère précédent n'avait pas été retrouvé et iii) une disparition relativement fréquente des dermaptères, en particulier dans l'arène avec les résidus. Pour résoudre ces problèmes, nous avons employé, respectivement : i) une technique de soustraction du bruit de fond dans les vidéos, ii) un nettoyage semi-automatisé des trajectoires sur R et iii) des critères de jonction des trajectoires adaptés (distance maximale = diagonale unité de résidus, c'est-à-dire 50 pixels) et variables (durée maximale). Cette dernière technique entraîne l'apparition de plusieurs valeurs manquantes au sein des trajectoires qu'il faudra prendre en compte dans l'analyse, mais qui sont un problème classique en analyse du mouvement, en particulier pour les données GPS (Edelhoff et al., 2016). L'ensemble des différentes étapes de l'extraction des trajectoires (**Fig. IV- 3**) est décrit dans les paragraphes suivants.

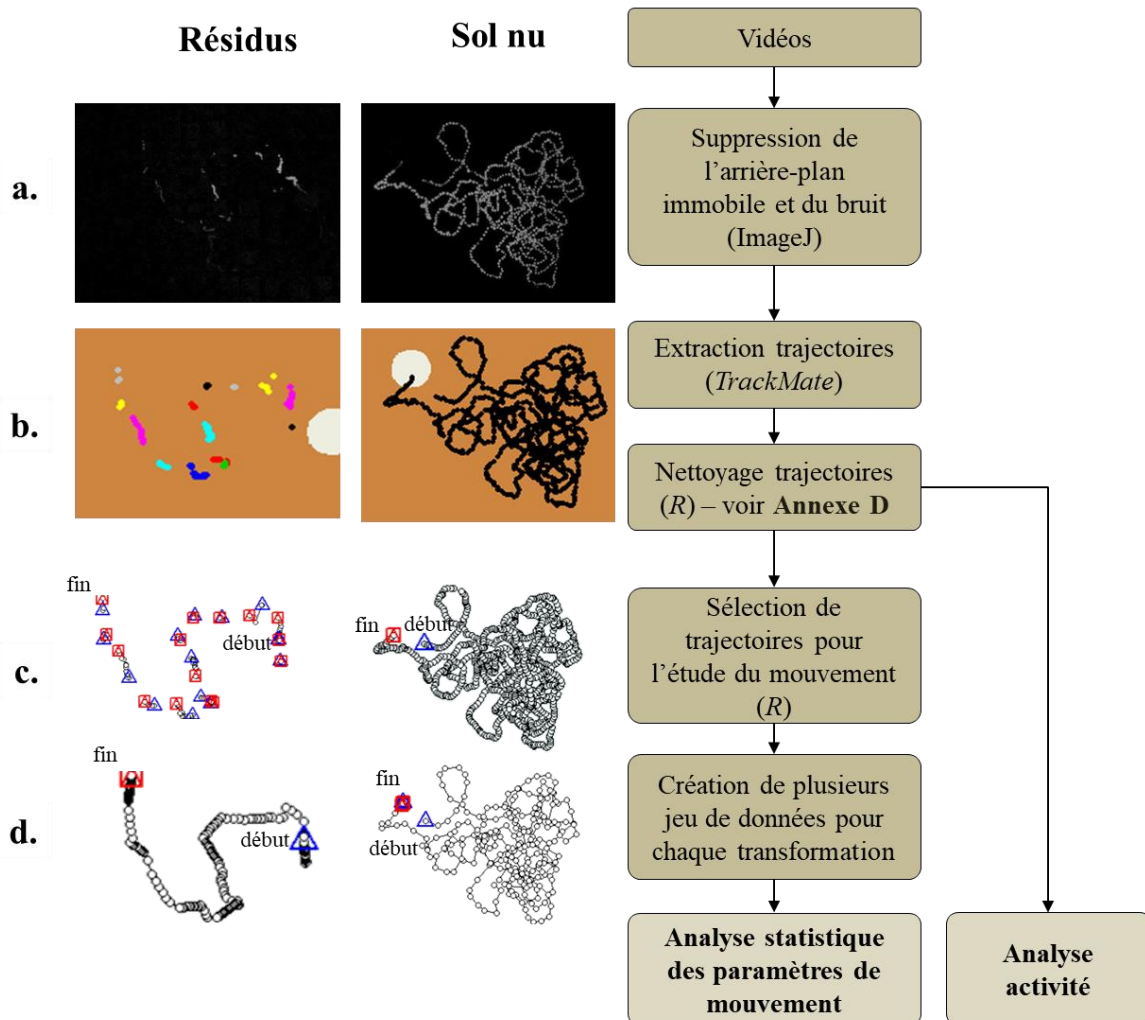


Fig. IV- 3 : Étapes de traitement des vidéos pour l'obtention de trajectoires permettant l'analyse de l'activité et des caractéristiques du mouvement. a. exemple d'images représentant les pixels maximum obtenus sur une période de 30 min pour les types d'arène « résidus » et « sol nu », b. exemple de trajectoires extraites via le plugin trackmate et après nettoyage sur R, c. exemple de trajectoires extraites et interprétées par *adehabitatLT*, d. trajectoires avec des paramètres de jonction entre trajectoires plus longs (5 min, 50 pixels) et une rediscrétisation avec interpolation à 5 s.

Les vidéos ont d'abord subi deux traitements par tranches de 30 min dans le but de ne garder que les dermaptères en mouvement. Le premier traitement consiste à supprimer l'image de l'arrière-plan immobile. Pour cela, une image la plus proche possible de l'arrière-plan a été recrée en sélectionnant dans la vidéo les valeurs prises par les pixels (=intensité) les plus courantes. Plus précisément, une projection 2D (x, y) de données 3D (y, x, t) a été réalisée : pour chaque localisation (x, y), on sélectionne l'intensité médiane des pixels de cette localisation (x, y, t) sur la totalité des 30 min de vidéo. Cette image est ensuite soustraite à chaque image de la vidéo. Ce traitement produit des images incluant le marqueur des dermaptères en mouvement en gris clair - blanc et le fond en arrière-plan en noir. Les vidéos obtenues contenaient encore du bruit résiduel qui a pu être causé par des microvariations d'intensité lumineuse, par des micromouvements du substrat, ou bien par les capteurs de lumière infrarouge de la caméra. Le deuxième traitement a donc eu pour objectif d'enlever au maximum ce bruit de fond résiduel. Pour cela, une image de ce bruit de fond a été approchée en réalisant une projection 2D (x, y) de la somme des intensités des pixels dans le temps. La somme des intensités permet de se focaliser sur les pixels enregistrant fréquemment du mouvement, même si leur valeur d'intensité est faible (gris foncé). Cette image est ensuite soustraite à chaque image de la vidéo afin de conserver des images en noir et blanc plus contrastées, ne contenant plus que les pixels qui ont changé ponctuellement au cours du temps (c.-à-d., les mouvements) (**Fig. IV- 3a**).

Les trajectoires ont ensuite été extraites des vidéos avec *TrackMate*, au moyen d'un algorithme de détection DoG detector (Difference of Gaussian) et d'un algorithme de suivi Simple LAP tracker (Linear Assignment Problem) (basé sur Jaqaman *et al.*, 2008). DoG detector permet la détection de points en mouvement de petite taille à partir de leur taille et d'un seuil de qualité (Tinevez *et al.*, 2017), que nous avons déterminé à partir d'images des marqueurs extraits des vidéos (3 pixels, seuil de 15). Simple LAP tracker associe ensuite les points au sein de trajectoires, chaque pas de temps après l'autre, selon des critères de distance maximale (30 pixels), et durée maximale (5 s) sans signal.

Les trajectoires obtenues ont ensuite été importées sur R pour un dernier traitement de « nettoyage » semi-automatisé qui a pour objectif d'éliminer les trajectoires en conflit et en interaction. Les trajectoires en conflit sont des trajectoires qui ont lieu simultanément et qui sont issues soit d'un bruit de fond résiduel, soit d'autres dermaptères se déplaçant simultanément. En effet, comme tous les dermaptères n'ont pas pu être récupérés systématiquement en fin d'expérience, 40% des journées de mesures peuvent contenir plusieurs dermaptères simultanément (3 maximum), ce qui représente 8 et 6 jours de mesures, pour résidus et sol nu respectivement. Ces journées ont été, pour cette raison, exclues des mesures sur l'activité. Elles ont été, par contre, conservées pour l'analyse des trajectoires puisque l'on cherchait à savoir comment les trajectoires étaient affectées globalement par les habitats et non individuellement. Pour cette étape de « nettoyage » des trajectoires, nous avons choisi une méthode conservative afin de préserver un maximum de données pour l'arène des résidus en particulier. Les trajectoires sur résidus sont, en effet, très segmentées et difficiles à distinguer automatiquement du bruit résiduel. La méthode utilisée pour le « nettoyage » est décrite en détail en annexe (**Annexe D**) et mobilise des processus automatisés de suppression des points en conflits sous certaines conditions, lorsque les points en conflits sont peu nombreux par exemple, ainsi que des observations visuelles des trajectoires pour les points en conflits résiduels. Dans le cas où des trajectoires de plusieurs dermaptères sont constatées visuellement dans une arène, la trajectoire la plus cohérente avec les trajectoires antérieures et postérieures est conservée (à l'exception d'un cas où deux trajectoires, proches de moins de 5 cm, ont été supprimées). Une fois les conflits retirés, les trajectoires sont recrées avec de nouveaux critères de jonction moins restrictifs (distance maximale = 50 pixels et durée maximale = 10 s) (**Fig. IV- 3b** et **Fig. IV- 4**).

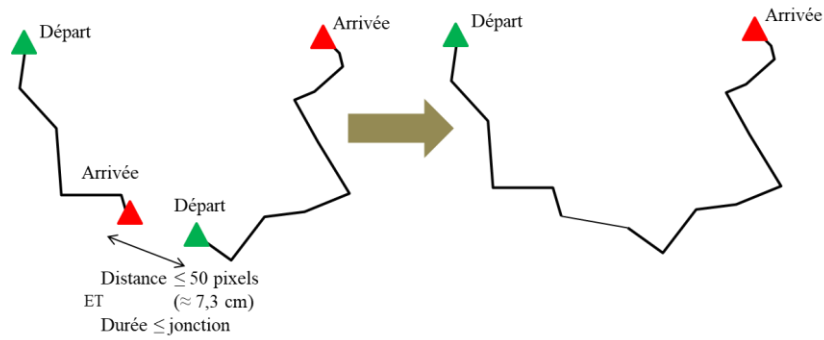


Fig. IV- 4 : Schéma de jonction de deux trajectoires selon des critères de durée et de distance.

Les caméras utilisées peuvent créer une distorsion de l'image selon leur distance aux arènes filmées. Cette distorsion a été estimée au moyen d'un objet de 6.55 cm posé dans l'arène à plusieurs distances du centre et sur les bords, photographié et mesuré (pixels). Un léger élargissement de l'image au centre a été mesuré, avec une moyenne pour 1 cm sur l'ensemble de l'arène de 6.82 ± 0.51 pixels. Cette moyenne a été utilisée par la suite pour convertir les pixels en cm (erreur ± 0.01 cm).

1.2.5. Sélection et transformations des trajectoires pour l'analyse des paramètres de mouvements

Les paramètres de mouvement mobilisés pour quantifier le caractère sinueux ou lent des déplacements des dermaptères sont les distances et les angles relatifs calculés à partir des segments de trajectoires de durées identiques (Fig. IV- 6). Un segment est défini par deux points successifs au sein d'une trajectoire. Un angle relatif est calculé entre un segment et la direction du segment précédent. Il faut donc deux segments successifs pour obtenir un angle relatif.

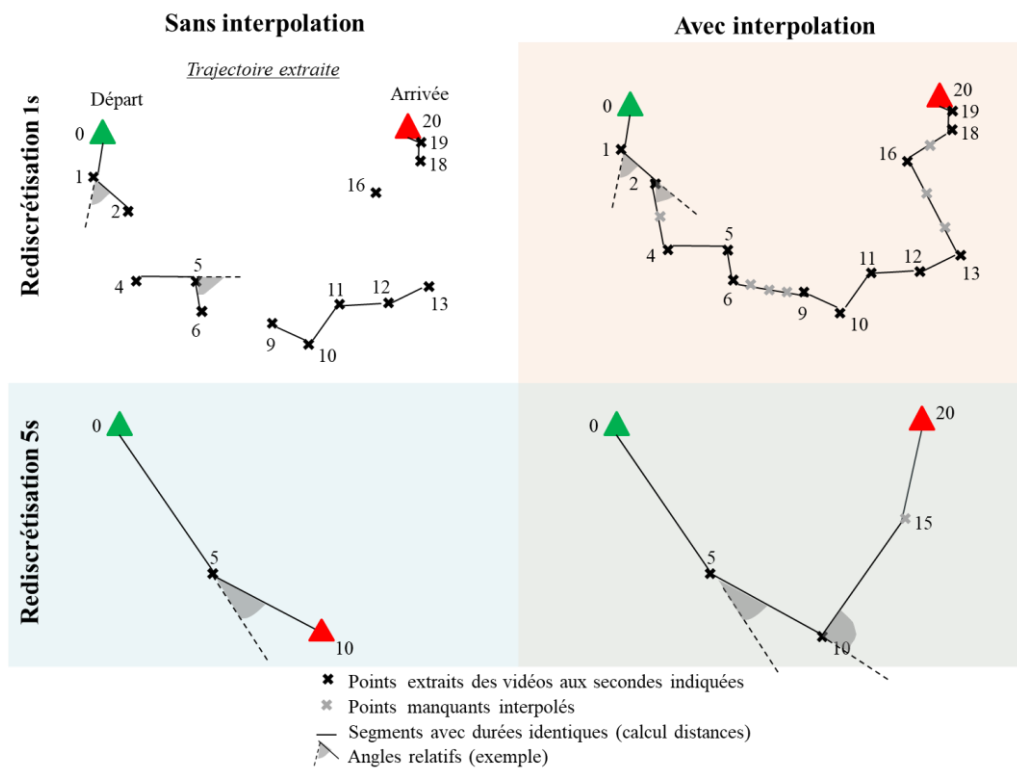


Fig. IV- 5 : Schéma de transformation de trajectoires par rediscrétisation à 1 ou 5 s, avec ou sans interpolation. Les segments pour le calcul des distances ainsi que des exemples d'angles relatifs sont représentés pour chaque trajectoire obtenue.

Dans un premier temps, il a fallu sélectionner, parmi toutes les trajectoires obtenues, celles permettant le calcul de paramètres de mouvement, c'est-à-dire celles qui n'étaient pas biaisées par les bordures de l'arène. Pour cela, tous les points des trajectoires qui étaient à moins de 35 pixels (≈ 5.1 cm) des bordures de l'arène ont été retirés, sectionnant certaines trajectoires en plusieurs trajectoires, chacune représentant une traversée de l'arène. Parmi les trajectoires obtenues, seules celles d'une durée de 30s et créées à partir d'au moins 10 points ont été conservées. Ces opérations de sélection de points et de trajectoires ont toujours été effectuées après les opérations de jonction (cf. paragraphes suivants).

Dans un second temps, différentes transformations des trajectoires ont été effectuées et ont permis d'obtenir différents jeux de paramètres de mouvements pour l'ensemble des trajectoires sélectionnées. Du fait de la disparition du marqueur et de points manquants au sein des trajectoires, l'obtention de segments de durées identiques pour le calcul des paramètres n'est pas immédiate. Nous avons donc mobilisé trois différentes opérations pour obtenir ces segments qui seront expliquées dans les paragraphes suivants : une jonction, une rediscrétisation et une interpolation des trajectoires. Pour tester l'effet de ces opérations, des combinaisons de ces opérations – que l'on appellera transformations - ont été réalisées (**Fig. IV- 6**). Chaque jeu de paramètres de mouvements obtenu par une transformation est donc basé sur une manière différente d'obtenir des segments de durée identique. Les différents jeux de paramètres de mouvement ont été calculés à l'aide de R et du package *adehabitatLT* (Calenge, 2006).

La jonction consiste à modifier le critère de durée pour la jonction des trajectoires (10 s, 30 s, 1 min et 5 min) (**Fig. IV- 4**). Les jonctions plus longues permettent d'inclure dans les trajectoires des temps plus longs passés sous les résidus par les dermaptères. Ces jonctions font l'hypothèse que les dermaptères ont été bien suivis sur cette durée, ce qui est très probable, en particulier pour les jonctions courtes. Certains exemples de trajectoires avec jonctions longues semblent montrer que les dermaptères ont bien été suivis sur ces durées et que leur disparition correspond bien à des disparitions longues sous les résidus (**Fig. IV- 3c & d**).

L'opération de rediscrétisation consiste à obtenir des segments de durée fixée pour le calcul des paramètres de mouvement (1, 5, 10, 20, 30 et 60 s). L'opération de rediscrétisation dépend de l'opération d'interpolation (avec ou sans). En absence d'interpolation, les segments sont sélectionnés à partir d'observations directes successives correspondant au temps de rediscrétisation choisi (**Fig. IV- 6**). S'il n'y a pas d'observations exactement au temps de rediscrétisation suivant, le segment ne sera pas calculé. En conséquence, les segments ainsi sélectionnés ont l'avantage de représenter un mouvement qui a véritablement eu lieu, mais ont le désavantage d'être peu nombreux et ce choix fait perdre beaucoup de points d'observations.

L'opération d'interpolation consiste à placer, au moyen d'une interpolation linéaire entre les points extraits antérieurs et postérieurs (voir fonction d'interpolation proposée par *adehabitatLT*), un point pour chaque point manquant dans les trajectoires (**Fig. IV- 6**). En cas d'interpolation, la rediscrétisation consiste à sélectionner les segments correspondant au temps de rediscrétisation choisi. L'interpolation permet ainsi de conserver l'ensemble des informations contenues dans une trajectoire. Cependant, l'interpolation linéaire n'est pas adaptée à toutes les situations, en particulier si elle est associée à des valeurs de rediscrétisation courtes et des jonctions longues, car le temps passé sous les résidus, par exemple, est traduit artificiellement en déplacement de vitesse équivalente et linéaire (**Fig. IV- 3d** et **Fig. IV- 6**). Pour cette raison, aucune interpolation ne sera considérée pour le calcul des angles relatifs.

En définitive, ces différentes transformations permettent d'évaluer le mouvement à plusieurs échelles temporelles via une approche précise ou une approche conservative. L'approche précise, adaptée aux déplacements à fine échelle temporelle (1 à 5 s), permet de comparer des déplacements visibles, c'est-à-dire ceux directement observés sur le sol nu et entre (ou sur) les résidus. Cette approche permet d'éviter de faire trop d'hypothèses, en ne considérant que des jonctions courtes (10 ou 30 s) sans interpolation. L'approche conservative permet d'approcher, au moyen de l'interpolation et de la jonction, des déplacements à plus large échelle temporelle (entre 10 et 60 s), et ainsi de mieux prendre en compte l'effet du temps passé, caché sous les résidus.

Dans la suite de l'étude, une transformation précise (jonction : 1 min, rediscrétisation : 5 s, sans interpolation), a été choisie comme transformation de référence pour les analyses. La valeur de rediscrétisation de 5 s a été choisie visuellement sur une série de trajectoires afin d'éviter l'« oversampling »¹⁴ (Turchin, 1998).

1.2.6. Analyse des données

L'intensité de l'activité des dermaptères durant la nuit d'observation est présentée à partir des dermaptères dont on peut affirmer qu'ils étaient seuls dans l'arène et qui ont été retrouvés à la fin avec leur marqueur encore en place. Ceci représente 9 et 7 dermaptères pour le sol nu et les résidus, respectivement. L'intensité de l'activité est mesurée à partir de l'intégralité des déplacements enregistrés, c'est-à-dire l'ensemble des trajectoires « nettoyées » (Fig. IV- 3b). L'intensité de l'activité a donc été regardée au moyen de la quantité de mouvement par nuit par dermaptère (nombre de secondes qu'un dermaptère est observé en mouvement). Il n'est pas possible de comparer véritablement l'activité pour les deux types d'arènes, en particulier en regardant la quantité de mouvement, puisque les résidus masquent potentiellement une partie importante des déplacements. Pour limiter ce biais de perte d'information, le temps d'activité et la période d'activité totale ont également été mesurés. Le temps d'activité est défini par le nombre de minutes qu'un dermaptère est observé en mouvement (avec au moins un point observé). La période d'activité totale est définie comme le temps écoulé entre le premier et le dernier mouvement d'un dermaptère.

Pour tester l'effet des résidus sur la vitesse et la sinuosité des déplacements, nous avons comparé les distances et les angles relatifs obtenus sur différents jeux de données de trajectoires constitués de segments de durée identiques. Un des problèmes récurrents des analyses de déplacements est la corrélation temporelle des segments entre eux, qui enfonce les hypothèses des modèles statistiques d'échantillons indépendants (Dray *et al.*, 2010). Dans nos analyses, nous avons pris en compte l'autocorrélation en limitant l'« oversampling » pour la transformation de référence et en testant les effets à plusieurs échelles temporelles. Nous avons également choisi une résolution individuelle pour nos analyses statistiques (Fieberg *et al.*, 2010), en prenant par exemple l'individu en variable aléatoire pour la comparaison des distances. Pour comparer les distances entre les types d'arènes, les moyennes individuelles ont été comparées. Pour les angles relatifs, deux statistiques individuelles ont été utilisées : la direction moyenne (angle relatif moyen) et la concentration ($1 - \text{la variance des angles relatifs autour de la moyenne}$).

L'ensemble des analyses statistiques sur les distances ont été réalisées au moyen de modèles linéaires mixtes avec les individus en variable aléatoire et une transformation logarithme des distances exprimées en pixels ($\log(\text{distance} + 1)$). L'effet de l'habitat a été testé sur l'ensemble des jeux de données issues des opérations de jonction, de rediscrétisation et d'interpolation. Pour tester l'effet de l'habitat, du sexe

¹⁴ Sur-échantillonnage. L'objectif de cette approche est d'éviter la redondance de l'information contenue dans les trajectoires, en choisissant une unité temporelle de calcul des segments qui réduise au maximum le nombre de points dans les trajectoires, sans altérer la forme de la trajectoire.

du dermaptère et leur interaction sur les distances parcourues par les dermaptères, seul le jeu de données issues de la transformation de référence a été utilisé.

Pour tester l'effet de l'habitat sur la distribution des angles relatifs, des statistiques développées par Pewsey et al. (2013) ont été utilisées sur R. La statistique de test pour grand échantillon de Watson (1983) et la statistique de test non paramétrique de Wallraff (1979) permettent, respectivement, de comparer la direction moyenne et la concentration de deux distributions statistiques circulaires. Afin de prendre en compte les différences d'échantillonnage entre les dermaptères, les p-values ont été calculées en comparant la statistique obtenue pour la comparaison des 2 types d'arène avec une distribution sous H_0 construite par le calcul de 1000 statistiques obtenues après permutation des dermaptères au hasard entre les types d'arène. La comparaison de la direction et de la concentration moyenne des angles relatifs a été réalisée pour plusieurs valeurs de rediscrétisation sans interpolation avec une jonction de 1 min. Pour chaque rediscrétisation, les dermaptères avec moins de 10 angles relatifs calculés ont été supprimés des analyses.

1.3. Résultats

1.3.1. Activité

Les dermaptères testés se sont déplacés à des heures variées (entre 18h06 et 21h14), toujours après l'extinction de la lumière blanche artificielle. La quantité de mouvements observés, c'est-à-dire le nombre de secondes observées avec du mouvement, sur l'arène de résidus apparaît plus faible en moyenne que sur celle de sol nu (Sol nu : 2.5 ± 1.7 h ; Résidus : 1.5 ± 0.8 h) et sa répartition dans le temps est très variable selon les dermaptères (Fig. IV- 6). On ne retrouve pas de différence de moyenne aussi nette lorsque l'on compare le temps d'activité, c'est-à-dire le nombre de minutes observées avec du mouvement (Sol nu : 5.1 ± 2.8 h ; Résidus : 5.9 ± 2.3 h) ou la période d'activité totale, c'est-à-dire le temps écoulé entre le premier et le dernier mouvement (Sol nu : 10.0 ± 3.4 h ; Résidus : 9.4 ± 2.1 h).

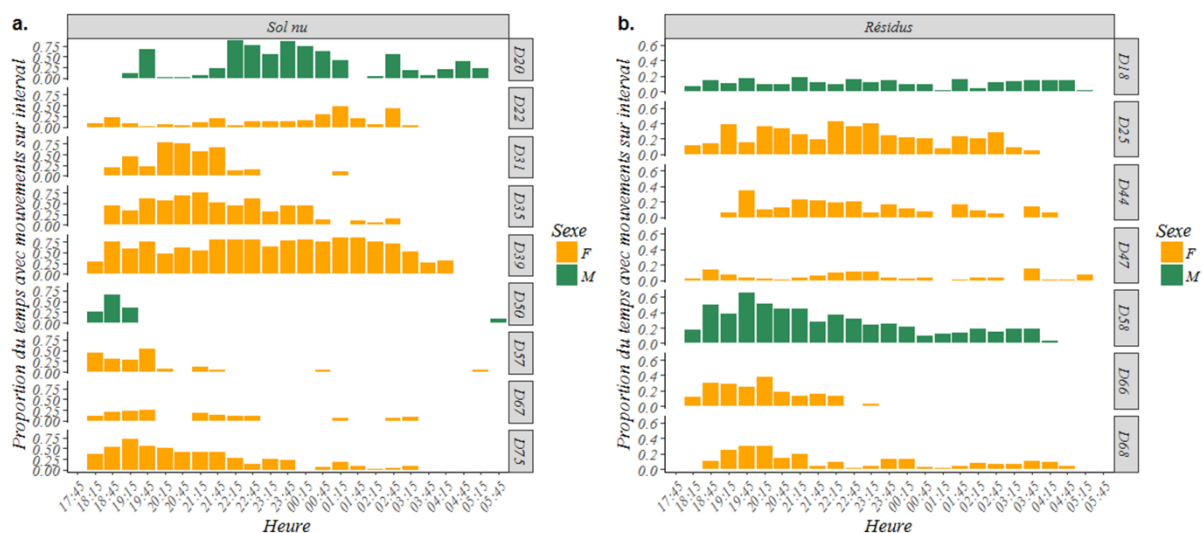


Fig. IV- 6 : Proportion du temps où des déplacements ont été enregistrés sur des intervalles de 30min selon l'heure, l'habitat et les dermaptères. Le sexe des dermaptères est représenté par une couleur orange et verte, pour les femelles et les mâles, respectivement.

1.3.2. Paramètres de mouvements

Les trajectoires sélectionnées pour l'analyse des paramètres de mouvements (cf. **section 2.5**) représentent 19.6% du temps de déplacement total. Les différentes transformations ont eu pour effet de modifier fortement le nombre de segments moyen par dermaptère (de 7.94 à 1400.12 segments ; **Tableau IV- 1**). Le nombre de segments diminue fortement avec des rediscrétisations longues, l'absence d'interpolation et la présence de résidus. Le nombre de segments est aussi très variable entre les dermaptères (de 3 à 1196 segments par dermaptère pour la transformation de référence).

Tableau IV- 1 : Statistiques des segments obtenus par dermaptère et par habitat selon les transformations des trajectoires évaluées pour dans le cas où le critère de jonction est de 1 min. Les lignes surlignées en gris foncé représentent la transformation de référence. Le cas présenté, avec une jonction des trajectoires à 1 min, représente le cas avec le moins de segments.

Interpolation	Habitat	Rediscrétisation (s)	Nombre de segments moyen par dermaptère	Écart-type	Min	Max
sans	Sol nu	1	1400.12	1803.53	6863	92
sans	Résidus	1	627.00	952.69	4244	36
avec	Sol nu	1	1927.71	2594.97	10378	108
avec	Résidus	1	2309.94	2763.32	11891	166
sans	Sol nu	5	252.35	319.85	1196	18
sans	Résidus	5	78.89	131.72	582	3
avec	Sol nu	5	377.71	511.47	2047	21
avec	Résidus	5	452.83	544.09	2341	32
sans	Sol nu	10	122.35	151.67	575	8
sans	Résidus	10	36.44	64.83	288	1
avec	Sol nu	10	183.65	251.17	1006	10
avec	Résidus	10	220.33	266.92	1148	16
sans	Sol nu	20	59.65	73.96	281	4
sans	Résidus	20	18.24	31.9	139	1
avec	Sol nu	20	86.59	119.45	479	5
avec	Résidus	20	103.72	128.09	551	7
sans	Sol nu	30	38.53	49.53	179	2
sans	Résidus	30	13.65	23.98	105	2
avec	Sol nu	30	55.00	77.8	312	3
avec	Résidus	30	66.06	82.62	355	5
sans	Sol nu	60	16.75	22.63	82	1
sans	Résidus	60	7.94	14.14	59	1
avec	Sol nu	60	21.71	33.02	133	1
avec	Résidus	60	25.83	35.37	150	1

Vitesses

Les statistiques ont été réalisées sur les distances, mais nous présenterons les résultats avec les vitesses, c'est-à-dire le rapport entre les distances et la valeur de rediscrétisation, pour pouvoir plus facilement comparer les différentes rediscrétisations. Durant leurs déplacements, les dermaptères ont atteint des vitesses maximales de 2.42 ± 0.66 cm/s (moyenne interindividuelle calculée à partir des trajectoires discrétisées à 1 s).

La vitesse des dermaptères a été significativement diminuée sur les résidus en comparaison du sol nu (**Tableau IV- 2**), avec une vitesse moyenne des dermaptères de 0.36 ± 0.08 cm/s (1.80 cm/5 s) et de 0.85 ± 0.26 cm/s (4.24 cm/5 s) sur les résidus et le sol nu, respectivement (transformation de référence). Aucun effet du sexe ou de l'interaction entre le sexe et l'habitat n'a été constaté. Une large part de variance des distances n'est pas expliquée par le modèle ($1 - R^2$ conditionnel = 0.59), mais une part non négligeable est expliquée par l'habitat (R^2 marginal = 0.24).

CHAPITRE 4

Tableau IV- 2 : Model linéaire généralisé mixte de l'effet des modalités « sol nu » et « résidus » et du sexe sur la distance (pixels) pour la transformation de référence (rediscrétisation : 5 s, jonction : 1 min, sans interpolation).

Modèles	Estimation	chi ²	p-value	R ² marginal	R ² conditionnel	AIC
distance ~ habitat + sexe + habitat : sexe				0.24	0.41	11269
<i>habitat</i>	0.95	61.616	***			
<i>sexe</i>	-0.04	0.381	0.537			
<i>habitat: sexe</i>	0.01	0.787	0.374			
 distance ~ habitat				0.24	0.40	11267
<i>habitat</i>	0.943 ^a	62.733	***			

«***» pour une p-value < 0.001, «**» pour une p-value < 0.01, «*» pour une p-value < 0.05, «ns» pour une p-value > 0.05.
a : comparaison « sol nu » - « résidus »

On constate un ralentissement conséquent et significatif des dermaptères sur les résidus pour toutes les jonctions, les rediscrétisations ou les valeurs d'interpolation (vitesses de 2 à 4 fois inférieures que sur sol nu) (**Fig. IV- 7**). Ce ralentissement est estimé au moyen de l'exponentiel de l'estimation (« estimate ») des modèles statistiques. La cohérence des résultats pour toutes les transformations signifie que les déplacements des dermaptères ont été plus lents lorsqu'ils étaient cachés sous les résidus, mais aussi lorsqu'ils étaient visibles entre (ou sur) les résidus.

La comparaison des vitesses et de l'estimation entre toutes les transformations peut donner des informations sur l'échelle à laquelle l'habitat affecte le plus les déplacements du perce-oreille, ainsi que des informations sur son comportement sous les résidus. Tout d'abord, la **figure 7b** montre que le ralentissement estimé est toujours plus faible pour des rediscrétisations de 1 s. Cela signifie que cette échelle est moins adaptée pour souligner les différences de comportement. Le ralentissement dû aux résidus semble être maximal pour les rediscrétisations de 10 et 20 s (**Fig. IV- 7b**). Le ralentissement semble diminuer pour les rediscrétisations supérieures à 20 s, mais ce phénomène est un artefact lié aux dimensions de l'arène vis-à-vis de la capacité de déplacement maximale des dermaptères (~2.42 cm/s). À partir d'une certaine durée, ces dimensions ne permettent plus la prise en compte des traversées rapides de l'arène sur sol nu. Enfin, pour la jonction de 5 minutes, le ralentissement estimé est globalement le plus fort pour les transformations avec interpolation que pour les transformations sans interpolation. La jonction a été définie comme la durée maximale de disparition des dermaptères qui peut être incluse dans une trajectoire (cf. **Fig. IV- 5**). En complétant les valeurs manquantes des trajectoires calculé avec des jonctions longues (5 min), l'interpolation permet donc d'inclure des périodes de disparition équivalente dans le calcul des vitesses (cf. **Fig. IV- 5**). Le changement du ralentissement estimé entre les jonctions de 1 à 5 min signifie donc que les perce-oreilles ont souvent passé plus d'une minute sous les résidus.

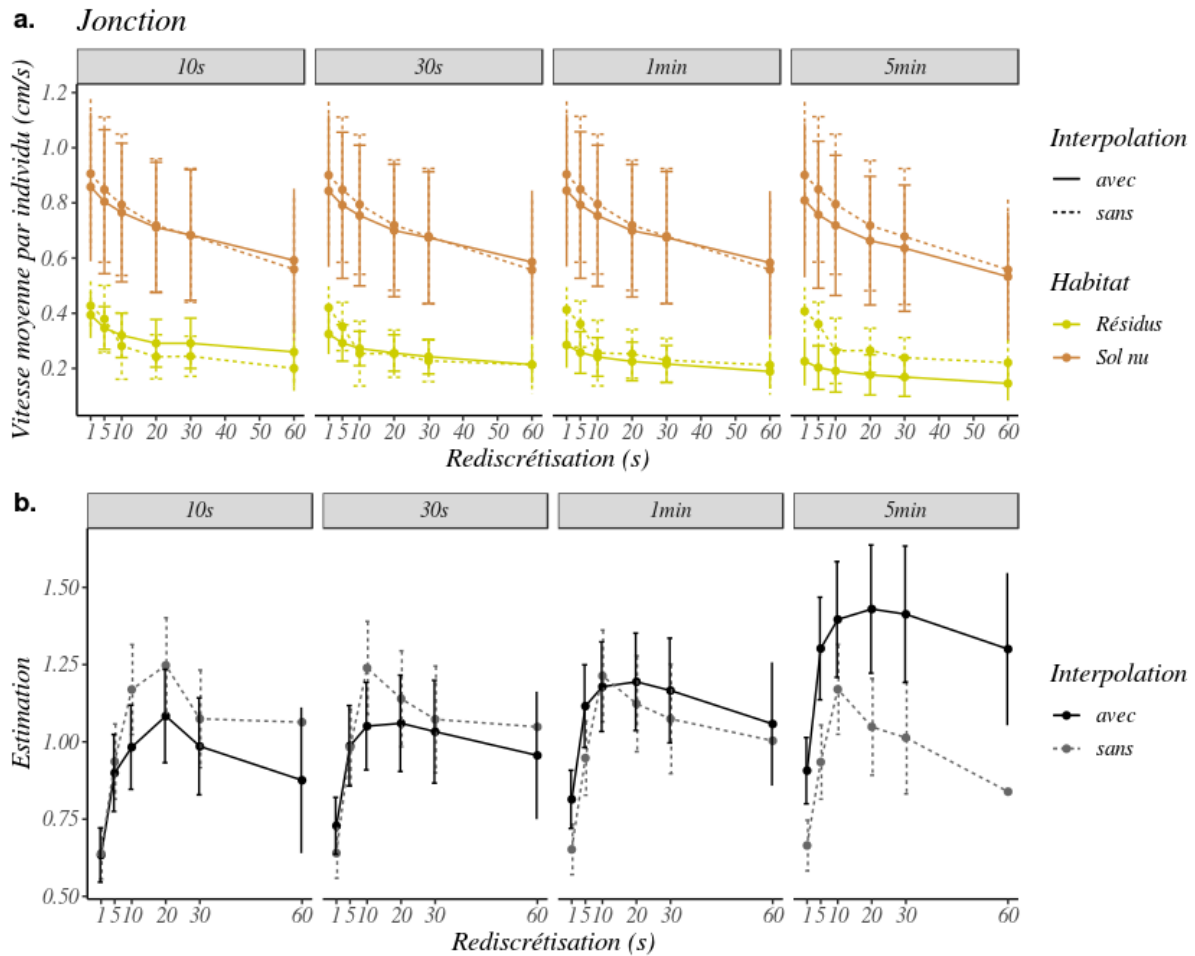


Fig. IV- 7 : Effet de l'habitat sur la vitesse des dermaptères selon les transformations réalisées. a. Moyennes (\pm écart type) des vitesses moyennes par dermaptère selon l'habitat (lignes vertes ou marron), la jonction (division horizontale), la rediscrétisation (abscisse) et l'interpolation (lignes pleines ou en pointillé). b. Valeurs estimées (estimation) du ralentissement des déplacements sur résidus par rapport aux déplacements sur sol nu. Ces estimations sont issues des modèles statistiques réalisés pour chaque transformation, c'est-à-dire qu'elles sont une transformation logarithme du rapport estimé entre distances sur sol nu et sur résidus. Les 48 modèles testés sont significatifs (p -values $< 10^{-3}$). Les erreurs standards des estimations sont représentées par des barres d'erreur.

Angles relatifs

La sinuosité augmente quand la concentration des angles diminue et la direction moyenne s'éloigne de 0. Les trajectoires obtenues pour les rediscrétisations courtes (1 à 10 s) ont montré une sinuosité plus forte sur les résidus que sur le sol nu (**Fig. IV- 8a**). En effet, les concentrations des angles obtenues pour ces rediscrétisations étaient significativement plus fortes sur sol nu. De plus, pour ces valeurs de rediscrétisation, la direction moyenne est centrée sur 0 et, dans la plupart des cas, n'est pas différente significativement entre les deux habitats. Pour le cas de référence (5 s), par exemple, 3/4 des dermaptères ont une direction moyenne entre -3.5 et 3.7 degrés (**Fig. IV- 8b**). Seules les rediscrétisation de 10 secondes montrent une différence de direction moyenne entre les habitats (p -value = 0.019 ; **Fig. IV- 8b**). Cependant, pour cette rediscrétisation, la déviation à gauche des dermaptères sur le sol nu (direction moyenne des dermaptères de 6.9 ± 13.7 degrés) est similaire à celle à droite des dermaptères sur les résidus (direction moyenne des dermaptères de -5.24 ± 12.6 degrés). Si ces moyennes biaisées affectent la sinuosité des déplacements, elles l'affecteront donc probablement de manière équivalente. La concentration des angles étant significativement plus faible sur les résidus pour cette rediscrétisation également, les déplacements sur résidus devraient donc être aussi plus sinueux.

Aucune différence de concentration entre les habitats n'a été obtenue pour des rediscrétisations supérieures à 10 s, mais cela peut s'expliquer par les dimensions de l'arène (**Fig. IV- 8a**). En effet, comme pour les vitesses, les segments supérieurs à 10 s ont une sinuosité dictée plus par les dimensions de l'arène que par le type d'habitat.

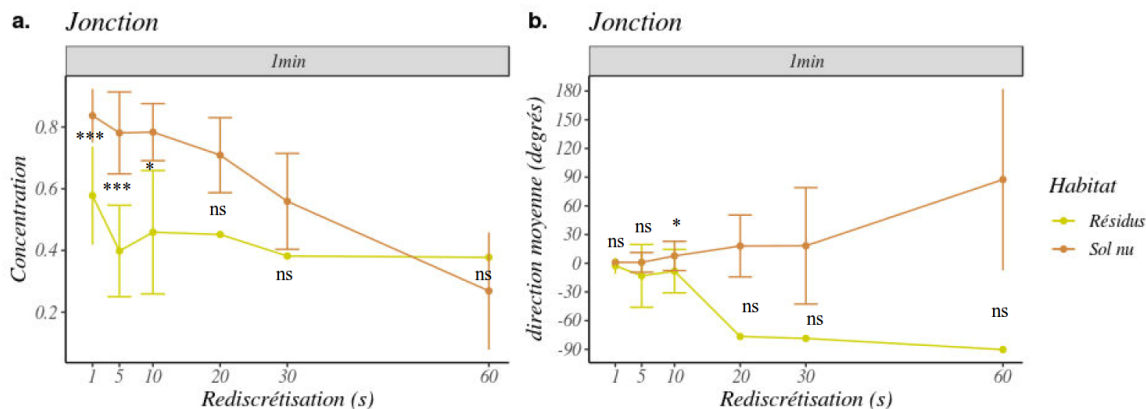


Fig. IV- 8 : Effet de l'habitat sur la concentration (a.) et la direction moyenne (b.) des angles des dermaptères selon les transformations de rediscrétisation réalisées (sans interpolation et jonction à 10 s). La significativité de l'effet de l'habitat sur la direction moyenne ou la concentration est représentée par : « *** » pour une p-value < 0.001, « ** » pour une p-value < 0.01, « * » pour une p-value < 0.05, « ns » pour une p-value > 0.05.

1.4. Discussion

1.4.1. Des déplacements plus lents et plus sinueux dans les résidus

Cette étude nous permet de confirmer que les habitats, et pas uniquement la distribution des ressources, peuvent affecter les déplacements de prospection du dermaptère *E. carai-bea* à l'échelle intra-parcellaire. Les résultats montrent, en effet, un ralentissement significatif des déplacements sur les résidus, qui sont estimés 2 à 4 fois plus lents que les déplacements sur le sol nu (**Fig. IV- 7a**). Ces résultats sont d'autant plus fiables qu'ils ont été retrouvés pour l'intégralité des transformations des segments des trajectoires, qu'elles soient précises ou conservatives. Une augmentation de la sinuosité des déplacements visibles sur résidus est également observée pour les rediscrétisations courtes (1 à 10 secondes) (**Fig. IV- 8a**), c'est-à-dire que les déplacements fins du dermaptère sont effectivement plus lents et plus sinueux entre (ou sur) les résidus. Aucune différence de sinuosité entre les résidus et le sol nu n'a pu être mise en évidence pour des rediscrétisations plus longues. Ce résultat, cependant, peut être attribué simplement aux dimensions limitées de l'arène.

Les résidus semblent donc avoir affecté les déplacements fins des dermaptères même lorsqu'ils n'étaient pas cachés sous ces derniers (transformation sans interpolation). Il est essentiel, cependant, pour comprendre la capacité de ces habitats à affecter le déplacement des prédateurs, de prendre en compte les périodes de disparition des dermaptères sous les résidus. Si ces derniers ont effectivement un impact sur la prospection des dermaptères, il est probable que les dermaptères s'attardent alors plus longtemps sous les résidus qu'entre eux. Les résultats obtenus pour les valeurs de jonction les plus élevées (5 min) montrent qu'il est probable que les perce-oreilles soient souvent restés cachés plus d'une minute, entraînant un ralentissement estimé des perce-oreilles sur les résidus globalement plus fort (jusqu'à 4 fois). Cela signifie également que les mouvements des perce-oreilles ont dû être plus lents, plus sinueux, ou les deux, sous les résidus qu'entre eux. Cela suggère que les perce-oreilles passent beaucoup de temps sous les résidus, et que cette période est capable de ralentir les perce-oreilles dans leur exploration. Ces résultats semblent indiquer, cependant, que les résidus n'ont pas simplement ralenti les mouvements des dermaptères comme de simples obstacles aux mouvements, c'est-à-dire un effet barrière, mais qu'ils ont

provoqué un changement de comportement, éventuellement lié à la procuration de ressources trophiques ou à la perception de sécurité (abris). Bien que des incertitudes restent sur le temps que les dermaptères passent cachés dans les unités de résidus, la densité des résidus reproduite en mésocosme était clairement moins forte que celle des bananeraies. Il est donc peu probable que l'effet de réduction de vitesse par les résidus ait été surestimé dans les arènes.

1.4.2. Quels impacts sur le CBC ?

Constituées de résidus de bananiers, de couverts végétaux et de sol nu, en quantité et configuration variables, les bananeraies peuvent être formées de surfaces très hétérogènes pour la prospection des dermaptères (cf. **chap. 2 section 2**). Le ralentissement observé à fine échelle spatiale et temporelle des dermaptères sur les résidus, ou leur accélération sur le sol nu, peut avoir des conséquences importantes sur leur capacité à trouver et à consommer des ravageurs à proximité des bananiers, tel que le stade très sensible des œufs de charançons (Gold et al., 2001). De plus, la simulation des déplacements d'arthropodes à l'intérieur de bananeraies hétérogènes, basée sur des déplacements sinueux et ralentis sur les habitats favorables aux prédateurs, semble montrer que la quantité et la configuration des habitats favorables aux arthropodes prédateurs vis-à-vis des habitats défavorables peuvent fortement modifier leur impact sur le contrôle biologique par conservation (CBC) (cf. **chap. 3**). Selon les prédictions du modèle, la présence de résidus (habitat favorable) à proximité de la base des bananiers ainsi qu'une plus grande quantité de sol nu (habitat défavorable) dans la parcelle pourraient favoriser la visite des dermaptères aux pieds des bananiers et maximiser leurs chances de capturer des œufs de charançons qui s'y trouvent. On ne peut inférer directement les résultats du modèle sur ce cas particulier, car le paramétrage des vitesses dans ce modèle diffère des vitesses trouvées dans cette expérience (déplacement plus lent sur sol nu et différence plus faible entre résidu et sol nu).

Cette étude ouvre des perspectives de manipulation des déplacements des prédateurs généralistes dans les parcelles par la manipulation de leurs habitats. Tout en fournissant des ressources trophiques capables de maintenir des niveaux conséquents de prédateurs généralistes dans les parcelles, la manipulation de leurs habitats pourrait permettre de limiter leur diversion par ces ressources trophiques et favoriser leur co-occurrence avec les ravageurs. De plus, la manipulation des habitats dans la parcelle est, en particulier pour les cultures pérennes, un levier relativement accessible aux agriculteurs puisqu'elle est souvent déjà effectuée pour d'autres objectifs. Dans les bananeraies, par exemple, la disposition des résidus peut varier selon les planteurs entre une disposition aléatoire ou en rang (cf. **chap. 2 section 2**).

1.4.3. Retour sur la méthode

Le dispositif expérimental mis au point dans cette étude est un dispositif inédit à notre connaissance, permettant de suivre les déplacements d'un arthropode nocturne dans des environnements relativement complexes avec une fine résolution temporelle et sur la totalité d'un cycle d'activité. Il nous a permis de suivre les déplacements dans des conditions proches de l'écologie des dermaptères. D'une part, les environnements construits dans les arènes ont permis de reproduire le sol nu ou les résidus à partir de matériaux prélevés dans les bananeraies. La méthode mise au point montre qu'il est possible d'observer et d'analyser les déplacements dans des environnements à faible visibilité grâce aux techniques d'interpolation, de rediscrétisation, et de jonction qui permettent d'interpréter et reconstituer les déplacements sous les obstacles à la visibilité. En s'affranchissant de l'utilisation d'arènes au revêtement clair et homogène, trop artificiel (McIntyre et Wiens, 1999; Morales et Ellner, 2002; Jeanson et al., 2003; Guy et al., 2008; Anselme, 2015; Barnes et al., 2015), cette technique devrait permettre d'étudier les effets d'une grande variété de couvertures au sol sur les mouvements des espèces terrestres. D'autre part, une longue durée de suivi a permis de laisser le dermaptère librement sortir de son abri pour explorer l'arène et de le suivre sur un cycle complet d'activité. Les heures variées de sortie de la

plateforme après l’extinction des lumières (jusqu’à 3 heures de différence), qui excèdent de loin les 10 minutes habituelles de repos allouées aux insectes dans les expériences classiques de comportement (Wallin et Ekblom, 1988; McIntyre et Wiens, 1999; Morales et Ellner, 2002), confirment l’intérêt d’observer des déplacements spontanés.

La complexité des environnements reproduits a, cependant, rendu plus difficile la récupération des dermaptères en fin d’expérience, ce qui a entraîné une incertitude sur l’identité du dermaptère pour les trajectoires sélectionnées dans 40% des journées de mesure. Cette incertitude ne remet pas en question les résultats obtenus dans cette étude, mais limite l’usage d’un tel dispositif pour des expériences souhaitant mettre en relation le déplacement avec des caractéristiques individuelles (taille, satiété, état énergétique). D’autres obstacles peuvent émerger également dans des milieux hétérogènes plus complexes, tels que les couverts végétaux par exemple, où la gestion du bruit de fond pour l’extraction des trajectoires et la récupération des individus est encore plus difficile (données non publiées). Le dispositif expérimental mis au point dans cette étude apparaît également plus performant pour calculer des vitesses et mettre en lumière des différences de déplacements de dermaptères pour des grains temporels fins (rediscrétisation ≤ 20 s). Au-delà de 20 s, les dimensions de l’arène ($< 1 \text{ m}^2$) sont trop faibles par rapport à la capacité de déplacement des dermaptères ($\sim 2.42 \text{ cm/s}$) et semblent affecter les échantillonnages de trajectoires pour le calcul des distances ou des angles relatifs. Cette limite est à prendre en compte pour l’extrapolation des résultats de l’étude à de plus larges échelles spatiale et temporelle, car les distances parcourues ne changent pas linéairement avec la durée d’échantillonnage (Morales et Ellner, 2002).

1.4.4. Conclusions

Les résultats de l’étude confirment l’intérêt de considérer l’effet des habitats sur les déplacements quotidiens des prédateurs généralistes si l’on souhaite prédire l’impact d’une mesure d’ajout ou de maintien d’habitats qui leur sont favorables dans un agrosystème. Ils confirment également, pour le dermaptère *E. caraihea*, les hypothèses de déplacements plus ou moins lents et sinueux selon la qualité des habitats à de fines échelles spatiales et temporelles. Il serait intéressant à l’avenir de coupler les résultats de cette étude sur le dermaptère *E. caraihea* avec un modèle de déplacement du dermaptère (cf. **chap. 3**) pour pouvoir établir des stratégies de CBC prometteuses et les évaluer ensuite sur le terrain.

2. Mise en perspective des résultats au moyen du modèle Foragescape

Dans cette section, nous avons cherché à savoir si nous retrouvions les résultats du chapitre 3 en utilisant les valeurs des paramètres mouvements trouvés dans la **section 1**. Pour cela, nous avons fait tourner le modèle Foragescape tel que décrit dans le chapitre 3, en ne changeant que quelques paramètres pour que les habitats favorables et défavorables représentent les résidus et le sol nu, respectivement (en rouge **Tableau IV- 3**). Nous avons choisi de réduire l'unité temporelle de la simulation à 10 s. D'après la section précédente, en effet, le dispositif expérimental mis en place était particulièrement performant pour prendre en compte les différences de déplacements à 10 s. Nous avons donc remplacé les paramètres de mouvement décrit dans le chapitre 3 par les valeurs moyennes, les valeurs maximales et les écarts-types des distances calculés à 10 s, ainsi que les valeurs de concentration des angles relatifs sur les résidus (habitats favorables) et sur le sol nu (habitats défavorables) (**Tableau IV- 3**). Dans l'impossibilité de faire une conversion directe entre la probabilité de traverser des résidus au sol nu pour une période de 1 min et pour une période de 10 s (Chapitre 3), nous avons conservé la même probabilité que dans le chapitre 3. Dans le but de réduire la durée des simulations, la durée totale considérée a été réduite à 10 jours (sans inclure la journée « tampon »). Cette durée, largement supérieure aux durées d'absence trouvées dans les simulations (**Fig. IV- 9**), ne devrait pas impacter les calculs des statistiques des visites des bananiers. Nous avons conservé, enfin, une période d'activité de 6 h qui était en moyenne proche du temps d'activité trouvé dans le chapitre 4 (nombre de minutes avec du mouvement observé ; Sol nu : 5.1 h ; Résidus : 5.9 h).

Tableau IV- 3 : Paramètres mobilisés pour les simulations. Les cases en vert représentent les paramètres qui ont été conservés par rapport au chapitre 3. Les cases en rouge représentent les paramètres qui ont été modifiés.

Description	Valeur	Unité	Arguments évoqués	
Durée de simulation	10	jours	pour réduire le temps de calcul	
Unité temporelle	10	s		
Nombre de prédateurs	700	-	à partir de la densité des adultes <i>E. caraihea</i> sur quadrat résidu (chapitre 2)	
Période d'activité	6	h	à partir du temps d'activité (chapitre 4)	
Paramètres de mouvement				
- distance minimum	0.001	cells / 10 s	pour éviter des distances négatives	
<i>sur les résidus:</i>		<i>en cm/s</i>		
- distance moyenne	0.06	cells / 10 s	0.26	À partir des données sans interpolation, rediscrétisation de 10 s, jointure de 10 s (chapitre 4)
- écart type de la distance	0.03	cells / 10 s	0.12	
- distance maximale	0.12	cells / 10 s	0.49	
- concentration	0.44	-	-	
<i>sur le sol nu:</i>				
- distance moyenne	0.19	cells / 10 s	0.79	À partir des données sans interpolation, rediscrétisation de 10 s, jointure de 10 s (chapitre 4)
- écart type de la distance	0.06	cells / 10 s	0.25	
- distance maximale	0.29	cells / 10 s	1.17	
- concentration	0.78	-	-	
<i>Probabilité de traverser une bordure</i>				
- résidus -> sol nu	0.05	-		
- Sol nu -> résidus	1	-	-	

Les simulations obtenues donnent des résultats qualitativement similaires à ceux du chapitre 3 (**Fig. IV-9**). On retrouve une durée de visite qui diminue avec la proportion de résidus dans la parcelle indépendamment de la configuration au voisinage du bananier (d_n et e_L) (**Fig. IV-9a & b**). De manière similaire, la fréquence des visites augmente et la durée d'absence diminue avec le nombre de résidus voisins (e_L) (**Fig. IV-9c et f**). Enfin, lorsqu'un bananier est entouré de sol nu, la durée d'absence est d'autant plus longue que la proportion de résidus est forte dans la parcelle (**Fig. IV-9e**).

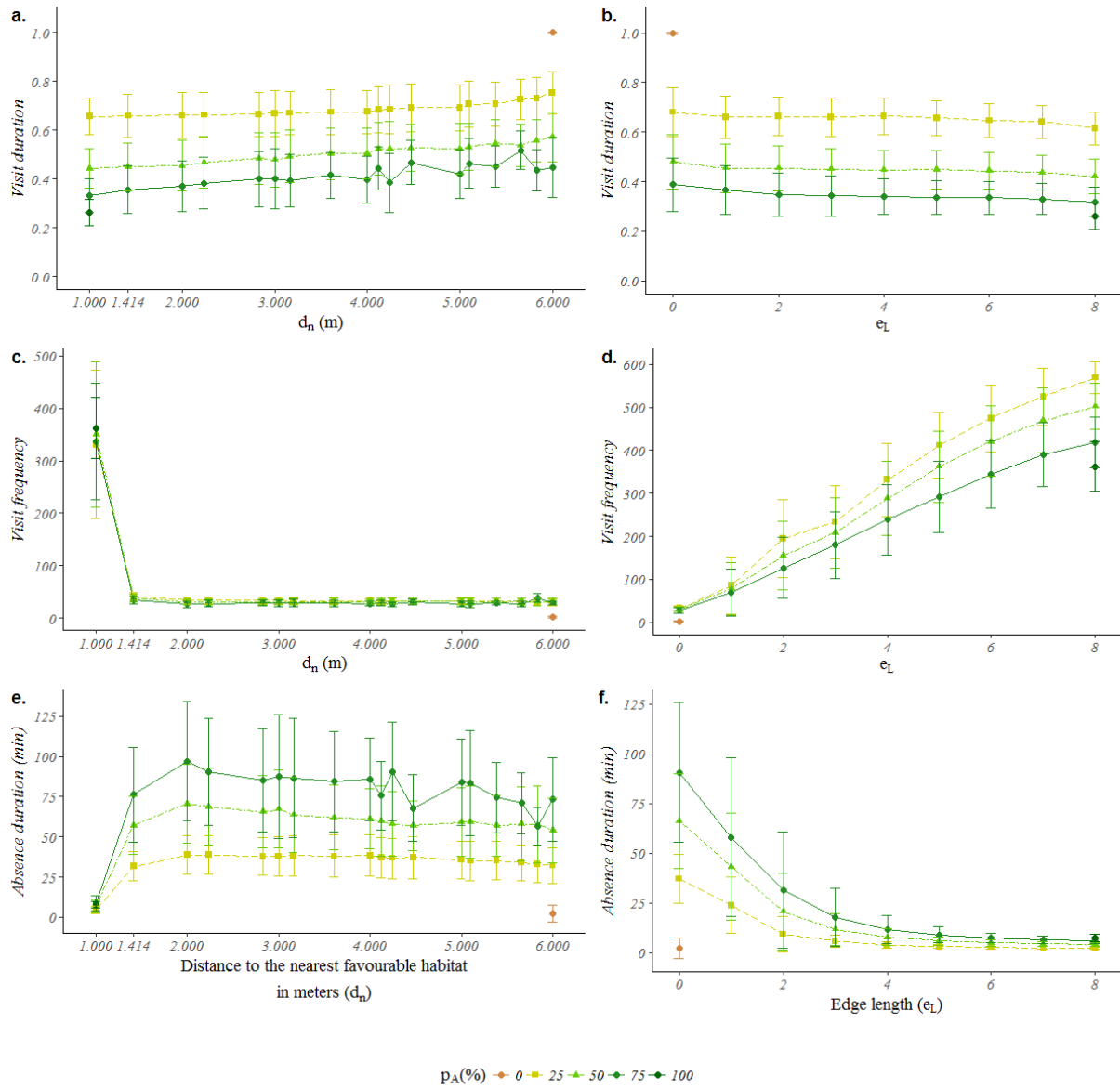


Fig. IV-9 : Effet du pourcentage de résidus dans la parcelle (p_A) et de la configuration spatiale au voisinage du bananier sur les statistiques de visites des bananiers (niveau bananier). Les variations de p_A sont représentées par des variations de brun (0 %) à vert foncé (100 %). Effet de la distance du bananier centré aux plus proches résidus (d_n) et le nombre résidus voisins (e_L) sur la durée des visites (a et b), la fréquence des visites (c et d) et la durée d'absence moyenne entre deux visites (e et f).

Annexes

A. Mise en place du dispositif de maintien en laboratoire

Le dispositif s'est inspiré du dispositif de maintien du dermaptère *Forficula Auricularia* tel que pratiqué dans les laboratoires entomologiques de l'INRA PACA, unité PSH et celui décrit par Lamb et Wellington (1974).

Les dermaptères ont été maintenus dans des boîtes individuelles avec un abri, une ressource en eau et de la nourriture en abondance (**Fig. A.1**). Avant le début de l'expérience, les boîtes des dermaptères ont été entretenues une fois par semaine: les déchets étaient retirés, les parois étaient nettoyées à l'alcool, la nourriture était remplacée, l'éponge végétale était gorgée d'eau au moyen d'une pipette et l'abri était changé s'il présentait des signes de moisissure. Un suivi des dermaptères a été réalisé simultanément permettant un contrôle de la mortalité lors de la captivité.

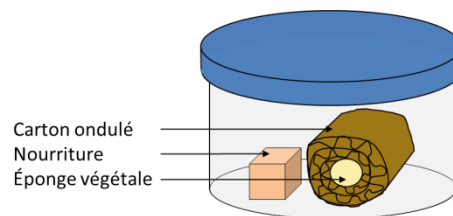


Fig. A.1 : schéma du dispositif de maintien en laboratoire.

Abris : Les dermaptères ont besoin d'un abri en journée, car ils sont lucifuges et très sensibles à la dessiccation (voir **chap. 2 section 1.3** ; Burr, 1939). Nous nous sommes inspirées de l'abri du dermaptère *Forficula auricularia* utilisé pour leur maintien dans le laboratoire entomologique de l'INRA PACA (Unité PSH), constitué de cartons ondulés roulés, que nous avons adaptés à *E. carai-bea*. En effet, *E. carai-bea* a été trouvée sur le terrain majoritairement dans les résidus de bananiers bien humides et s'est abrité en laboratoire majoritairement dans les alvéoles de carton les plus humides (observation préliminaire). Nous avons construit des abris individuels avec des cartons ondulés, enroulés (2 tours) autour d'une éponge végétale. L'ensemble des dermaptères, durant la période de maintien en laboratoire, s'est réfugié en journée dans ces abris.

Ressource en eau : l'éponge végétale était régulièrement humidifiée à l'eau distillée pour maintenir un niveau d'humidité constant de l'abri ainsi qu'une ressource en eau.

Nourriture : Milieu artificiel mis au point par l'INRA d'Avignon pour le carpocapse et utilisé pour l'élevage de *F. auricularia*. La farine de maïs a été remplacée par de la farine de soja en même proportion. Un cube de 1 cm³ de milieu était fourni 1 fois par semaine. On a constaté une consommation du milieu nutritif par l'ensemble des dermaptères durant la captivité.

Bilan du dispositif de maintien: Ce dispositif nous a permis de maintenir des dermaptères en vie relativement longtemps en comparaison de la durée des expériences. Tous les dermaptères expérimentés n'ont pas pu être suivis, car nous n'avons pas pu tous les recapturer à la fin de l'expérience. Sur 67 dermaptères (dont 35 ont fait un passage dans une arène ; **chap. 4**) qui ont été maintenus en labo jusqu'à la clôture de l'expérience (6 à 80 jours ; 39 jours en moyenne) nous avons eu 17.9% de mortalité au total.

B. Protocole de marquage des dermaptères



Fig. C.1 : Photo dermaptère *E. caraibea* marqué avec un tissu réfléchissant (photo personnelle)

1.1. Matériels

- colle forte liquide (cyanoacrylate, super glue®)
- Marqueurs : bouts de 1 x 1mm de tissu réfléchissant
- Boîte de Pétri de 5 cm de diamètre
- 1 Soucoupe
- Petit bout de papier d'essuyage
- 1 ou 2 Aiguilles
- pince fine
- (loupe binoculaire)

1.2. Protocole

1. Préparer une soucoupe avec quelques gouttes de colle forte
2. Mettre le dermaptère dans une boîte de Pétri au congélateur pendant 1min et 30s afin de l'immobiliser tout en minimisant les effets secondaires (Lamb et Wellington, 1974).
 - En attendant, piquer le bord d'un bout de tissu réfléchissant avec l'aiguille dans le but de la manipuler.
3. Avant que le dermaptère ne bouge :
 - Essuyer le pronotum avec le bout de papier d'essuyage et la pince fine
 - Prélever une goutte de Super glue dans la soucoupe au moyen d'une aiguille
 - Déposer la goutte sur le pronotum (**Fig. C.2A**)
 - Poser le marqueur sur la goutte au moyen d'une aiguille et éventuellement de la pince fine (**Fig. C.2B**)
 - Appuyer très légèrement avec la pince (**Fig. C.2C**)

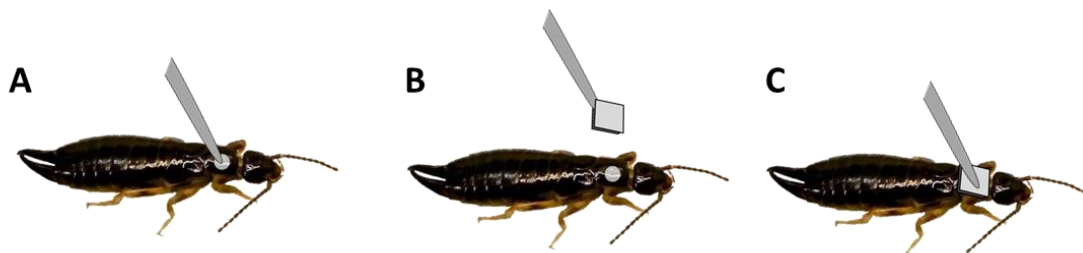


Fig. C.2 : schéma explicatif pour le marquage du dermaptère *E. caraibea* (photo personnelle)

4. Dès que le dermaptère commence à se réveiller en s'arquant vers l'arrière
 - Il est trop tard pour coller le marqueur : s'il n'est pas en place, il faut recommencer à partir de l'étape 2.
 - Le faire basculer d'un côté puis de l'autre (**Fig. C.3A**)
 - Et déposer une autre goutte de super glue sur chaque tranche gauche et droite, entre le tissu réfléchissant et le haut du pronotum, (**Fig. C.2B**)

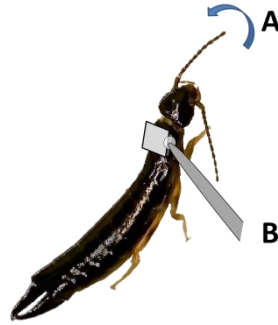


Fig. C.3 : schéma explicatif pour le marquage du dermaptère E. caraibea (photo personnelle)

- Ne pas faire déborder la super glue en dessous du pronotum sur ses pattes.

Un dermaptère a été écarté de l'expérience, car la super glue avait débordé sur les pattes et semblait perturber son déplacement. Cette précaution est présente également dans la littérature pour F. auricularia. Lamb et Wellington (1974) recommandent ainsi que le dépôt de substance avec solvants soit fait uniquement sur le pronotum ou les élytres, ce qui permet d'éviter les potentiels effets létaux ou paralysants de ces substances.

- Possibilité de s'aider d'une loupe binoculaire

Cette dernière étape (gouttes latérales supplémentaires) a permis d'assurer une meilleure tenue du marquage sur le dermaptère.

5. Fermer la boîte de Pétri
6. Disposer un couvercle au-dessus de la boîte de Pétri pour protéger le dermaptère de la lumière
7. Laisser le dermaptère au « repos » durant au moins 1h
8. Remettre le dermaptère dans sa boîte avec un abri propre, dans une alvéole en carton en état afin que le marquage ne se heurte pas sur le bord et qu'on puisse facilement constater s'il le marquage a tenu ou non.
9. Mettre de la nourriture en abondance
10. Laisser la boîte du dermaptère dans la pièce d'élevage au moins 24h avant le début de l'expérience de déplacement.

C. Expérience préliminaire – période d’activité d’*E. carai-bea*

1.3. Objectif

Cette expérience préliminaire a eu pour but de définir la plage d’activité d’*E. carai-bea*. Il était attendu qu’elle serait nocturne comme beaucoup de dermaptères (Burr, 1939; Joachim et Weisser, 2015).

1.4. Matériels et méthodes

10 *E. carai-bea* ont été capturés (7 femelles et 3 mâles) sur une parcelle de variétés anciennes du CIRAD sur le site du Petit Morne. Ces dermaptères ont été maintenus en captivité durant 48 heures avant le début de l’expérience dans une boîte de 20 x 30 cm avec des abris en cartons ondulés humides, une source d’eau, de la nourriture en abondance, une température de 25°C et une photopériode de 18 : 6.

Au début de l’expérience le 20 février 2017 à 12 :00, les abris contenant les dermaptères ont été placés au centre d’une arène (**Fig. B.1**). Les dermaptères étaient tous cachés dans les abris à cette heure du jour et ne sont pas sortis avant la tombée de la nuit. L’arène était constituée d’un fond carré blanc en PVC expansé de 1m² et de bordures de 20 cm de hauteur en Plexiglas® enduites de talc sur la partie intérieure de l’arène. Le film a été réalisé par une caméra sensible aux infrarouges (IR) Trendnet TV-IP310PI (3MP) et des projecteurs à 48 LED infrarouges pour 4 jours de film continu en extérieur à l’abri des précipitations. Afin de constater une activité de recherche de nourriture, aucune nourriture n’a été donnée durant les 4 jours, seulement une source d’eau (coupelle sable humidifié) et l’humidité des abris ont été maintenus (éponge végétale). À la fin de l’expérience, seulement 9 dermaptères ont été récupérés, ce qui signifie que soit un dermaptère s’est échappé, soit il a subi du cannibalisme.



Fig. B.1 : Dispositif expérimental pour la mesure de l’activité d’*E. carai-bea*.

Les vidéos ont été visionnées durant 1 minute toutes les 30 minutes sur les 4 x 24 heures et les dermaptères actifs distincts visibles ont été comptés.

1.5. Résultats et conclusions

Les dermaptères *E. carai-bea* ont affiché une activité nocturne, entre 18 :00 et 8 :30, démarrant juste après le coucher du soleil sur des périodes de 9 à 14 heures (**Fig. B.2**). On a remarqué une légère augmentation d’activité le 2^{ème} jour ainsi qu’une légère diminution d’activité à partir du 3^{ème} jour. Nous avons également observé qu’avant 6 :00 la majorité des dermaptères étaient rentrés dans l’abri et que tous les dermaptères étaient rentrés lorsque le soleil projetait ses rayons directement dans l’arène. Il reste possible en conséquence que *E. carai-bea* puisse avoir une activité journalière s’il est dans un lieu suffisamment ombragé.

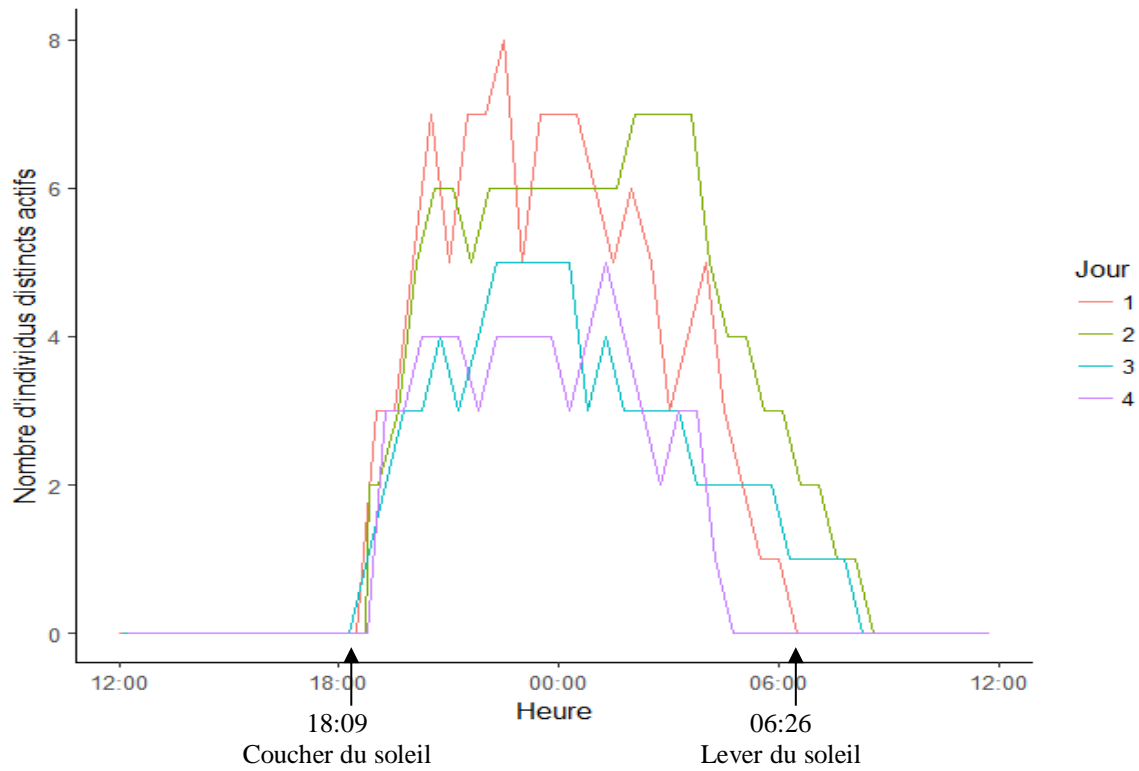
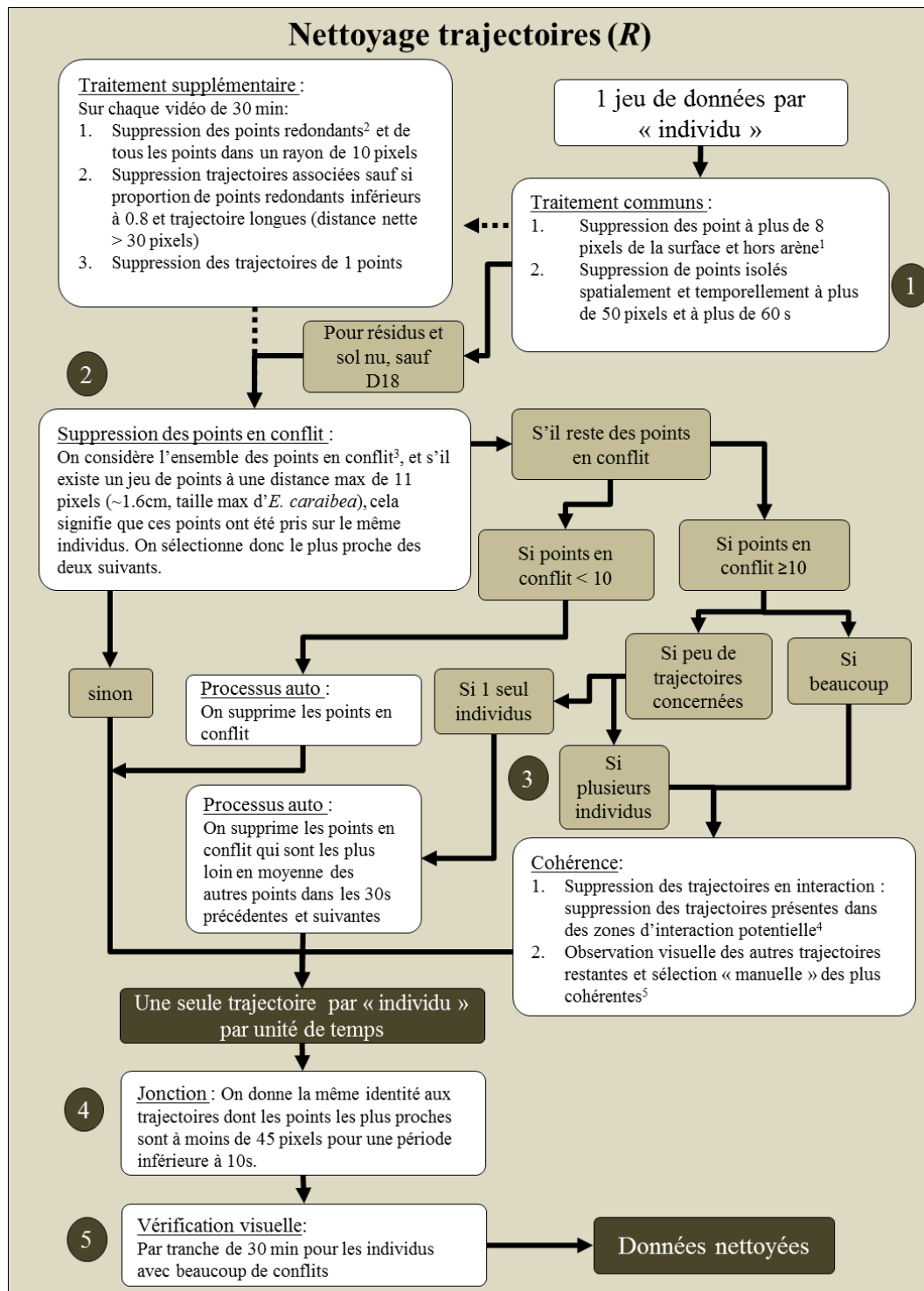


Fig. B.2 : Nombre de dermaptères actifs distincts observés sur 1 min d'observation toutes les 30 min

D. Détails du nettoyage des trajectoires



Chapitre 5 : Discussion générale

1. Effet de l'organisation spatiale des habitats dans la parcelle agricole sur le contrôle biologique par conservation

Dans cette thèse, nous avons cherché à savoir si, et comment, l'organisation spatiale des habitats au sein d'une parcelle agricole pouvait influencer le contrôle biologique par conservation (CBC) via le comportement de prospection des prédateurs. Pour répondre à cette question, des travaux de terrain, de modélisation et de laboratoire ont été effectués.

1.1. Apports conceptuels

Le travail de modélisation (**chap. 3**) a permis de proposer un cadre de réflexion pour relier l'effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats avec le CBC. Ce cadre a été commenté en détail dans le chapitre 3, les principaux résultats sont rappelés ici.

L'effet *per capita* des prédateurs permet de considérer l'efficacité des prédateurs dans une parcelle de manière indépendante de leur abondance et des mécanismes associés à la dynamique des populations (**chap. 3 section 4.1**). Cette représentation permet notamment de percevoir plus clairement comment l'effet de dilution - diversion des prédateurs généralistes par les habitats favorables - affecte le CBC. Le chapitre 3 suggère ainsi que l'équilibre entre la dynamique des populations et l'effet *per capita* des prédateurs peut être le principal déterminant des conditions pour lesquelles des habitats favorables non cultivés supplémentaires sont bénéfiques ou nuisibles pour le CBC.

Les différentes mesures de la dynamique temporelle des visites des bananiers par les prédateurs ont permis la distinction d'un effet différent de la proportion et de la configuration des habitats favorables (nombre d'habitats favorables voisins ou « edge length »). La proportion agit plus sur la durée des visites, alors que la configuration agit plus sur la fréquence des visites et la durée d'absence des prédateurs sur un bananier (**chap. 3 section 4.1 & 4.2**). Or, ces trois aspects de la dynamique temporelle des visites n'auront pas forcément les mêmes conséquences sur le CBC. Dans le cadre proposé dans le chapitre 3, nous proposons l'interprétation suivante : la durée des visites agirait plus sur le niveau d'infestation du ravageur (« level of pest infestation »), alors que la fréquence des visites ou la durée d'absence agirait plus pour prévenir l'installation du ravageur (« preventing pest establishment »).

1.2. Cas d'*E. carai-bea* et du charançon dans les bananeraies de la Martinique

Les travaux conduits dans la thèse semblent montrer que l'organisation spatiale des résidus de bananier et du sol nu dans les bananeraies pourrait affecter l'efficacité *per capita* des dermaptères *E. carai-bea* pour le contrôle du charançon du bananier. D'une part, le chapitre 2 semble indiquer que les résidus de bananiers peuvent être considérés comme des habitats favorables par les dermaptères *E. carai-bea* et *E. annulata* (**chap. 2 section 2**). D'autre part, le chapitre 4 permet de valider qualitativement deux mécanismes clefs à la base du modèle Foragescape (**chap. 3**) sur le dermaptère *E. carai-bea* : les déplacements de prospection du dermaptère *E. carai-bea* semblent bien plus sinueux et plus lents dans les résidus de bananiers que sur le sol nu. En conséquence, les conclusions du modèle Foragescape dans le chapitre 3 semblent pouvoir bien s'appliquer au cas d'*E. carai-bea* dans des bananeraies avec des organisations spatiales contrastées de sol nu et de résidus de bananiers. Ainsi, on peut s'attendre à ce que des résidus de culture déposés aux pieds des bananiers (= nombre de résidus voisins), ou en bandes suivant les lignes de plantation des bananiers améliorent l'efficacité *per capita* des dermaptères *E. carai-bea* dans les bananeraies, par l'augmentation de la fréquence de visites des bananiers par les dermaptères. Une proportion plus importante de sol nu pourrait, également, limiter l'effet de dilution

(« dilution effect ») et améliorer l'efficacité *per capita* des dermaptères en augmentant la durée de ces visites. Bien que ne permettant pas de les valider, ces prédictions sont en accord avec certains résultats du chapitre 2. L'activité-densité des dermaptères du genre *Euborellia* au pied des bananiers, résultant à la fois de la durée et la fréquence des visites, apparaît bien plus intense sur les bananiers avec un nombre de résidus voisins plus important. Ce nombre de résidus voisins étant corrélé avec la proportion de résidus dans la placette et la parcelle, il n'est cependant pas possible de déterminer quel mécanisme est responsable de ces observations.

D'autres expériences sont nécessaires pour pouvoir tester dans des bananeraies (*in vivo*) si les conclusions du modèle s'appliquent bien à l'agrosystème étudié et si de telles organisations spatiales peuvent permettre d'améliorer le contrôle du charançon du bananier (**section 4**). La cohérence des résultats obtenus par des approches de terrain, de laboratoire et de modélisation, cependant, semble confirmer l'intérêt de considérer l'organisation spatiale dans les bananeraies de la Martinique.

1.3. Généralisation aux agrosystèmes pérennes et aux arthropodes prédateurs terrestres et généralistes

Certains résultats qualitatifs du modèle Foragescape semblent assez robustes pour pouvoir être étendus à d'autres arthropodes prédateurs terrestres et généralistes, sous condition qu'ils se déplacent à des vitesses de l'ordre du cm/s (**chap. 3**). En particulier, les résultats sur l'effet de dilution stipulent un effet négatif de l'ajout d'habitats favorables sur l'efficacité *per capita* des prédateurs pour le CBC. De plus, les résultats des chapitres 2 et 4 ont permis de conforter certains choix structurels du modèle, c'est-à-dire l'effet des habitats sur le déplacement (**chap. 4 section 1**), ainsi que certaines de ces prédictions, comme l'effet du nombre de résidus voisins sur le terrain (**chap. 2 section 2**) ou par les simulations (**chap. 4 section 2**). On peut donc penser que les résultats associés à la configuration des habitats (nombre d'habitats voisins favorables) sont également transférables à des prédateurs se déplaçant de manière similaire.

À la lumière de nos résultats, on peut préciser les conditions permettant d'étendre nos conclusions à d'autres agrosystèmes. La culture considérée doit, par exemple, permettre l'intégration d'habitats favorables à proximité de chaque plante cultivée, dont les cultures pérennes à strate arbustive sont un exemple. Les ravageurs doivent être également accessibles, à un moment de leur cycle de vie, à proximité du pied de la plante cultivée pour pouvoir transférer les prédictions d'efficacité de leur prédation faites par le modèle 3. D'autres expériences sont nécessaires pour pouvoir vérifier l'existence des mêmes mécanismes et étendre les conclusions du modèle à des espèces particulières (**section 4**). Le lien entre sinuosité, vitesse et habitat mis en évidence pour les dermaptères (**chap. 4**) semble, cependant, assez répandu chez les êtres vivants dans le cadre de la dispersion à l'échelle du paysage (Van Dyck et Baguette, 2005b). On peut donc être assez confiant sur les possibilités d'extrapoler nos résultats, sauf peut-être pour les espèces qui présentent des comportements de prospection plus complexes, tels des comportements sociaux ou basés sur la mémoire. Les effets de proportions ou de configuration peuvent être fortement modifiés, par exemple, pour des prédateurs sociaux comme les fourmis, qui prospectent collectivement.

2. Retour sur la méthodologie

2.1. Démarche générale de la thèse

La démarche générale de thèse s'appuie principalement sur un travail de modélisation (**chap. 3**) qui nous a permis de décorréler les effets de proportion et de configuration des habitats favorables qui n'étaient pas accessibles sur le terrain (**chap. 2**). Cette corrélation implique pour certains auteurs qu'il n'est peut-être pas primordial de chercher à distinguer la configuration de la composition pour des applications pratiques, si ces situations de décorrélation n'existent pas dans les paysages agricoles (Fahrig, 2013; mais voir Haddad et al., 2016; Fahrig, 2017). Cependant, les travaux de cette thèse visent à prospecter des leviers mobilisables en agriculture et donc potentiellement des patrons spatiaux qui n'existent pas encore en pratique. Dans ce contexte, distinguer les deux effets reste donc important.

La démarche de modélisation générale de la thèse s'apparente à une démarche de « pattern-oriented-modelling ». Au travers trois objectifs rappelés ci-dessous, nous avons pu à la fois générer des patrons et les mobiliser pour construire un modèle et comparer ses sorties.

1. Évaluer le rôle des différents habitats et leur organisation sur les dermaptères du genre *Euborellia* dans les bananeraies de la Martinique
2. Analyser l'effet de ces organisations spatiales intra-parcellaire sur le contrôle biologique par conservation au moyen de la simulation du déplacement d'arthropodes prédateurs terrestres et généralistes, basé sur *E. caraibea*.
3. Quantifier les déplacements du dermaptère *E. caraibea* dans des habitats de qualités différentes reproduits dans des mésocosmes expérimentaux

Les connaissances acquises dans le chapitre 2 (1^{er} objectif) sur les habitats favorables de *E. caraibea* et l'organisation spatiale des habitats dans les bananeraies ont servi de support pour la construction d'un modèle mécaniste stochastique individu-centré (Foragescape) (2^e objectif, **chap. 3**). Ce modèle a permis de conceptualiser et d'explorer l'effet de l'organisation spatiale des habitats sur le CBC. En particulier, les configurations en bandes d'habitats favorables, prises en compte grâce aux observations *in vivo* du chapitre 2, ont montré leur capacité à capter et à conserver les prédateurs présents dans une parcelle. Les mécanismes représentés dans le modèle Foragescape étaient alors basés sur des hypothèses issues de la littérature, c'est-à-dire que les déplacements de prospection des prédateurs dépendent des habitats dans lesquels ils se trouvent. Le chapitre 4 a, ensuite, permis de confirmer qualitativement ces mécanismes pour le dermaptère *E. caraibea* (3^e objectif) et de fournir une meilleure estimation de certains des paramètres du modèle Foragescape. De nouvelles simulations avec ces nouveaux paramètres ont, enfin, permis de retrouver les résultats qualitatifs du chapitre 3, c'est-à-dire que de fortes proportions de résidus diminuent les durées de visites des bananiers par les dermaptères, mais qu'un plus grand nombre de résidus au voisinage des bananiers permet, au contraire, de compenser partiellement cet effet en réduisant la durée d'absence sur chaque bananier.

2.2. Habitat favorable et habitat défavorable

Dans cette thèse, la nécessité d'explorer un nombre important de patrons spatiaux nous a contraints à limiter l'hétérogénéité de composition et à interpréter la qualité des habitats de manière binaire : les habitats favorables ou défavorables. Cette simplification peut recevoir les mêmes critiques que le paradigme habitat-matrice. La distinction entre habitat et matrice (favorable et défavorable) n'est, en effet, pas toujours aussi flagrante. De nombreux auteurs ont contesté ce paradigme simplificateur pour la simple raison que la matrice n'est pas similaire à la « mer » de la théorie des îles, mais peut également fournir des ressources (Ricketts, 2001; Fischer et al., 2006). Nous pensons, cependant que cette binarité

est plus pertinente dans la parcelle agricole, en particulier lorsque qu'on oppose le sol nu à des résidus ou des couverts végétaux.

2.3. Notion de parcelle agricole

Les apports de ce travail de thèse reposent en grande partie sur la notion de parcelle agricole. L'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats, ou bien la distinction entre l'abondance ou l'efficacité *per capita* des prédateurs, par exemple, dépendent de cette notion. Il est donc important ici de rappeler certaines ambiguïtés autour de sa définition. Considérées généralement comme une superficie de terrain ayant une unité de propriété privée ou publique, les parcelles agricoles peuvent avoir des superficies et des géométries très variées dans le temps et l'espace (Segoli et Rosenheim, 2012; Papaix et al., 2014; Poggi et al., 2018), qui dépendent d'un contexte agricole complexe (historique, politique, économique, etc.) sur lequel ce travail de thèse n'a pas d'expertise.

Dans cette thèse, nous avons défini la parcelle comme une unité de gestion pour un agriculteur, adoptant ainsi un point de vue au plus près de la production agricole et des choix réalisés pour le contrôle des ravageurs (**chap. 1 section 3.1.2**). Cette parcelle peut donc avoir une surface variable, que nous avons quand même limitée à une aire de quelques hectares pour réduire les champs des possibles. La notion de parcelle nous a permis de considérer une hétérogénéité interne à la parcelle, et ainsi de mettre en évidence des effets de configuration des habitats à une résolution plus fine aux alentours de la plante cultivée (nombre d'habitats voisins favorables). La parcelle agricole est, en effet, souvent considérée de manière homogène dans les travaux de modélisation, notamment parce que beaucoup d'entre eux sont faits en grandes cultures (Bianchi et Van Der Werf, 2003; Potting et al., 2005; Papaix et al., 2014; Potgieter et al., 2015; Delattre et al., 2019). Cependant, les résultats de cette thèse suggèrent que des questions semblables pourraient être également posées dans un contexte de diversification des grandes cultures. On peut alors préciser la notion de parcelle agricole en tant qu'unité de gestion agricole permettant de considérer la structure des habitats entre les différentes plantes cultivées. Cette définition exclut a priori les effets de la végétation extra-parcellaire, autrement appelée habitats semi-naturels (bandes fleuries, enherbées, forêts, haies...), qui ont déjà été beaucoup étudiés dans la littérature (Dennis et Fry, 1992; Marshall et Moonen, 2002; Haaland et al., 2011; Bischoff et al., 2016; Penn, 2018). Ce choix de définition ne s'oppose pas, cependant, à une comparaison entre les effets de proportion et de configuration intra-parcellaire (mises en évidence par le modèle Foragescape) avec les résultats issus de la littérature sur la végétation extra-parcellaire, comme nous avons pu le faire dans le chapitre 3. On retrouve d'ailleurs des problématiques similaires de dilution de l'effet de prédateurs par la présence de ces habitats extra-parcellaires (Rand et al., 2006; Tscharnkte et al., 2012). En définitive, il ne s'agit pas, par la considération de la parcelle agricole, de remettre en cause le fait que les agrosystèmes sont un continuum pour les arthropodes. De la plante cultivée au paysage, les arthropodes se déplacent indifféremment entre les habitats intra- et extra-parcellaire, selon leur capacité motrice, leur capacité de perception et la distribution de leurs ressources. Il s'agit plutôt de mettre en lumière un levier d'action supplémentaire pour les stratégies de CBC, qui s'appuie sur l'ajout ou le maintien d'habitats favorables au sein des parcelles agricoles.

2.4. Transfert des outils et des métriques de l'écologie du paysage dans la parcelle agricole

Une approche de la thèse a été de mobiliser les outils de l'écologie du paysage dans la parcelle agricole. Certaines problématiques rencontrées pour l'étude des effets de l'organisation spatiale sont en effet indépendantes des échelles considérées. Ainsi, les réflexions sur l'échelle, la distinction entre la proportion et la configuration, les métriques et les concepts spatiaux ont pu être mobilisées dans cette thèse (**chap. 1 section 3**).

Des problématiques différentes des études du paysage ont, cependant, pu être identifiées. D'une part, la considération d'étendues spatiales plus réduites nous a amenés à considérer des processus à plus fines résolutions temporelles, comme les déplacements fins de prospection ou la visite des bananiers par les prédateurs. Du fait des mouvements relativement rapides des prédateurs, l'organisation spatiale des habitats sur ces étendues a affecté, non seulement la distribution des prédateurs, mais également leur dynamique temporelle. Ces résultats suggèrent de détailler les composantes de la dynamique temporelle des prédateurs lorsqu'on étudie le CBC au niveau de la parcelle agricole.

Le transfert de métriques spatiales en deux dimensions au niveau de la parcelle agricole a également soulevé d'autres questionnements. En effet, contrairement aux paysages qui sont souvent facilement assimilables à des cartes en 2 dimensions, la troisième dimension des parcelles agricoles (hauteur) peut être pertinente à prendre en compte. Ceci est d'autant plus vrai pour les cultures à strates arbustives, comme les bananiers ou les vergers. Dans ces conditions, le rapport entre la hauteur des structures verticales et la surface de la parcelle agricole est bien supérieur. La parcelle peut donc contenir une distribution verticale des ressources intéressante à considérer, en particulier pour les prédateurs volants. L'agrosystème étudié dans la thèse, avec un ravageur qui passe son cycle de vie à proximité de la surface, nous a permis de négliger la troisième dimension. Pour étudier d'autres agrosystèmes, il pourrait être intéressant d'étendre les concepts spatiaux. On peut considérer, par exemple, que les bambous ajoutés entre les différentes lignes de plantation de citronniers en Chine (Hajek, 2004) sont une manière de renforcer la connectivité en trois dimensions dans la parcelle. On peut imaginer également que cette troisième dimension devrait être très importante dans le cas de ravageurs attaquant des parties aériennes.

2.5. Représentation du mouvement par une marche aléatoire corrélée.

Dans cette thèse, nous avons choisi de représenter les déplacements de prospection des dermaptères par une marche aléatoire corrélée (« correlated random walk » ou CRW) avec des paramètres de mouvement fixés différemment pour chaque type d'habitat, favorable et défavorable. Cette représentation discrète et simplifiée nous a permis de comparer qualitativement les trajectoires observées dans le chapitre 4 avec les mécanismes du modèle Foragescape (**chap. 3**), ainsi que de corriger quantitativement les paramètres de ce modèle.

Il faut rester prudent, cependant, lorsqu'on relie des déplacements observés dans des habitats à fines échelles (**chap. 4**) à un processus écologique ayant lieu à de plus larges échelles, comme le CBC dans la parcelle (**chap. 3**). En effet, la distance nette parcourue par un animal dépend de l'échelle spatiale et temporelle de mesure considérée, souvent de manière non linéaire, ce qui empêche de faire une simple extrapolation (Mayor et al., 2009). Le choix de la représentation des déplacements, comme la CRW, est crucial pour interpréter les conséquences des déplacements à plus large échelle. Dans certains cas, par exemple, la marche aléatoire corrélée semble sous-estimer la dispersion des individus (Morales et Ellner, 2002). Dans cet article, les auteurs suggèrent que la principale contrainte à l'extrapolation de mouvements fins à de plus larges échelles pourrait résider plus dans la complexité du comportement individuel (son état interne) que dans la structure du paysage, ce qui justifierait l'usage de « state-space model » avec une représentation de l'état interne de l'individu (Morales et Ellner, 2002). Les résultats de cette étude, cependant, pourraient être expliqués également par le fait que les habitats artificiels reproduits dans cette étude ne sont pas assez stimulants pour véritablement affecter la prospection des carabes.

Dans le chapitre 4, nous avons pu identifier un certain nombre de facteurs qui pourraient faire dévier le comportement du dermaptère de la CRW. Par exemple, le biais directionnel observé de certains dermaptères traduit peut être une tendance plus générale de latéralisation du mouvement (Frasnelli, 2013) ou de stratégies d'exploration en « looping¹⁵ » (Bell, 1991). Des différences d'activité journalière entre les dermaptères, comme nous avons pu le constater chez *E. caraibea*, pourraient également modifier les patterns de visites des bananiers. Ces différences entre individus ont été observées bien que nous ayons contrôlé pour certains facteurs connus pour affecter l'activité tels que la température (Hurlbert et al., 2008) ou leur état interne (stress, satiété) (Nathan et al., 2008). D'autres différences telles que des différences de syndromes comportementaux (personnalité) pourraient éventuellement expliquer ces résultats (Jandt et al., 2014). Si de tels phénomènes se confirmaient, ils pourraient influencer la vitesse de diffusion des dermaptères dans les résidus de bananier et affecter certaines des conclusions du modèle.

Des tests des prédictions du modèle sur le terrain seraient une bonne manière de vérifier si la CRW permet d'extrapoler à l'échelle de la parcelle (**section 4.2.1**). Dans l'attente de plus d'information sur le comportement du dermaptère, cependant, il nous semble plus adapté de conserver une représentation du mouvement avec une CRW, qui nous semblent plus parcimonieuse.

2.6. Modification des déplacements sur les résidus

Dans les mésocosmes expérimentaux du chapitre 4, nous avons pu identifier un effet de la présence de résidus de bananiers sur les déplacements des dermaptères. Nous ne pouvons pas conclure sur ce qui, dans les résidus, a causé le ralentissement et l'accroissement de la sinuosité des déplacements. On peut cependant avancer des hypothèses sur les mécanismes proximaux à l'origine du phénomène observé.

D'une part, l'hétérogénéité créée par les résidus pourrait à elle seule être responsable de ce changement de comportement. En effet, l'hétérogénéité spatiale est connue pour stimuler le comportement d'exploration chez de nombreux animaux (Dagorn et al., 2007). Chez les cloportes, par exemple, une hétérogénéité spatiale créée artificiellement à partir de papier de verre a stimulé leur comportement exploratoire et ralenti leurs déplacements (Anselme, 2015). D'autre part, un comportement de thigmotactisme a été reporté chez les dermaptères (Burr, 1939), c'est-à-dire qu'ils ont une tendance à s'orienter dans l'espace à l'aide de contacts physiques. Dans notre étude, les dermaptères ont également montré, dans les deux arènes, une tendance importante à suivre les bordures, comportement également appelé « wall-following behaviour » (Creed et Miller, 1990). Ces comportements seraient typiques des animaux qui s'orientent de manière aléatoire jusqu'à établir un contact physique qui va guider leur déplacement (Jeanson et al., 2003). Dans notre dispositif, la présence de résidus leur permettrait alors simplement d'explorer leur environnement ce qui expliquerait les différences de déplacement entre le sol nu et les résidus. Enfin, il est également possible que les résidus de bananier, habitat qui semble important pour les dermaptères dans les bananeraies (**chap. 2**), aient été reconnus par l'olfaction par les dermaptères, stimulant une prospection plus approfondie.

Comprendre les mécanismes proximaux est utile si l'on souhaite étendre les résultats sur les résidus à d'autres couverts. Par exemple, si l'hétérogénéité et le thigmotactisme, plutôt que des stimuli olfactifs, sont responsables du changement de comportement observé, on peut prédire que tout habitat hétérogène (résidus ou couvert végétal), à l'inverse du sol nu, est en mesure de ralentir le déplacement du dermaptère. Pour pouvoir conclure sur l'effet spécifique des résidus de bananier, il faudrait comparer les déplacements des dermaptères sur des arènes avec des structures identiques, mais dans des matériaux sans odeurs tels que du papier plastifié ou du papier de verre.

¹⁵ boucle

3. Répercussions pratiques des connaissances

3.1. Pour une meilleure prise en compte de l'effet de dilution

Théorisé depuis longtemps (Symondson et al., 2002), l'effet de dilution des prédateurs généralistes par leurs habitats favorables n'est cependant pas toujours pris en compte explicitement dans les expériences sur le CBC (Chaplin-Kramer et al., 2011; Letourneau et al., 2011; Karp et al., 2018). Selon le modèle du chapitre 3, cet effet peut être très important, en particulier à court terme, tant que l'effet positif de l'ajout de ressources sur les populations de prédateurs n'est pas encore effectif. Dans le chapitre 3, nous avons donc proposé aux chercheurs souhaitant évaluer l'effet d'une diversification des habitats dans un agrosystème de prendre en compte dans leurs analyses la durée depuis l'implantation de ces nouveaux habitats. Le modèle suggère également que la baisse d'efficacité des prédateurs, liée à cette dilution, pourrait être estimée en mesurant les proportions d'habitats favorables et de plantes cultivées dans la parcelle agricole. L'aire relative occupée par les plantes cultivées par rapport à l'habitat non cultivé peut être considérée comme un premier indice de la force de l'effet de dilution. Une prise en compte plus explicite de l'effet de dilution dans les stratégies de diversification pourrait être un atout pour obtenir de meilleur résultat en termes de CBC. En effet, si l'on atteint rapidement un effet de dilution lorsqu'on ajoute un habitat, on peut imaginer différentes stratégies pour compenser cet effet comme un ajout progressif des habitats dans la parcelle, ou bien en utilisant une configuration adaptée.

3.2. L'organisation spatiale, un levier pour les agriculteurs sur le contrôle biologique par conservation ?

Le travail de cette thèse est un travail exploratoire sur l'effet de l'organisation spatiale des habitats au niveau de la parcelle. Il a pour objectif à long terme d'apporter des connaissances qui puissent être mobilisables par les agriculteurs qui souhaiteraient mettre en place une stratégie de CBC. Il est donc encore trop tôt pour affirmer que certains patrons spatiaux spécifiques sont bénéfiques pour le CBC. Cette thèse propose, cependant, un faisceau d'indices suggérant qu'il est effectivement possible de manipuler les déplacements de certains prédateurs dans la parcelle au moyen de leurs habitats.

Un levier simple qui semble ressortir de nos travaux est l'usage du sol nu. Présent dans de nombreux agrosystèmes, le sol nu peut être vu comme un moyen d'orienter le déplacement des arthropodes terrestres dans la parcelle. Plus généralement, il peut être bénéfique pour une culture de conserver des espaces « défavorables » aux prédateurs pour pouvoir concentrer les prédateurs aux bons endroits.

Un autre levier intéressant est l'usage des résidus de cultures. Contrairement aux couverts végétaux, les résidus de culture ont l'avantage de ne pas faire de la compétition directe avec la plante cultivée, et donc de pouvoir être placés à proximité de celle-ci. Très présents dans les bananeraies et servant d'habitat à certains prédateurs (**chap. 2**), les résidus de bananiers peuvent être disposés à proximité des pieds de bananier afin de favoriser la présence des dermaptères.

Il est important de rappeler que, si l'organisation spatiale des habitats semble pouvoir être un levier pour manipuler les déplacements des prédateurs généralistes, le CBC résulte de la combinaison de nombreux autres processus qu'il est nécessaire de prendre en compte (cf. **chap. 1**). Les résidus de bananier, par exemple, sont également favorables au charançon du bananier. En conséquence, certaines pratiques de destruction ou de manipulation des résidus semblent être également en mesure de réduire les dommages des charançons (Gold et al., 2001; Vinatier et al., 2012c).

3.3. Dispositif de suivi des insectes nocturnes en mésocosmes expérimentaux

Le dispositif expérimental inédit mis au point dans le chapitre 4 peut être réutilisé par des chercheurs souhaitant suivre les déplacements nocturnes d'arthropodes dans des habitats hétérogènes pour lesquels les techniques de suivi télémétrique ne sont pas encore mobilisables (Kissling et al., 2014). L'usage combiné de marqueurs réfléchissants et de caméras infra rouges est une technique intéressante qui peut être adaptée à d'autres conditions expérimentales pour distinguer des déplacements nocturnes sur des fonds peu contrastés. Comme nous l'avons précisé dans le chapitre 4, l'hétérogénéité des habitats complique l'extraction et l'analyse des trajectoires. Dans ce même chapitre, nous proposons une extraction semi-automatisée des trajectoires et des techniques d'analyse spécifiques pour y parvenir, et qui peuvent être réutilisées. Certaines améliorations pourraient être faites, cependant, pour récupérer plus systématiquement les individus en fin d'expérience, ou bien pour automatiser complètement l'extraction des trajectoires. Les techniques d'analyse mises au point permettent la prise en compte des nombreuses pertes du signal du marqueur au sein des trajectoires pour le calcul des paramètres de mouvement (distance et angle relatif). Ces techniques pourraient, en vue d'une éventuelle amélioration, être comparées à d'autres techniques comme les techniques de représentation continue du mouvement (Edelhoff et al., 2016) ou bien l'usage de modèles d'état (« state space model »).

3.4. Connaissances sur les dermaptères de la Martinique

Un des défis de cette thèse a été de choisir comme modèle biologique une espèce sur laquelle peu de connaissances étaient mobilisables. Ce choix n'est pas souvent fait dans les travaux de modélisation qui nécessite un grand nombre de données pour faire des prédictions ou mettre en lumière des mécanismes. En conséquence la littérature sur la modélisation des mouvements des arthropodes est plus fournie sur un nombre limité de taxons. On trouve par exemple un grand nombre de modèles sur les carabes (Firle et al., 1998; Westerberg et al., 2005; Thomas et al., 2006), les papillons (Aviron et al., 2007; Bierzychudek et Warner, 2015), des coccinelles (Bianchi et Van Der Werf, 2003; Bianchi et al., 2007; Bianchi et al., 2009a; Bianchi et al., 2010), les parasitoïdes (Bianchi et Wäckers, 2008; Bianchi et al., 2015) ou les acariens (de Oliveira et al., 2013). Le modèle Foragescape est donc une première contribution de modélisation sur les déplacements de dermaptères.

Ce travail de thèse a également permis de fournir des informations sur les dermaptères de la Martinique susceptibles d'intéresser les naturalistes et les écologues. Nous avons enregistré, pour la première fois à notre connaissance, la présence du dermaptère *Euborellia annulata* en Martinique (**chap. 2**). Jusqu'à présent seul *E. caraibea* avait été mentionné (Brindle, 1971). Ce travail a également permis d'acquérir des connaissances sur l'écologie et les traits d'histoire de vie d'*E. caraibea* qui peuvent être mobilisables à l'avenir par d'autres chercheurs. Ainsi, nous avons pu établir l'importance des résidus pour cette espèce dans les bananeraies. Nous avons pu également quantifier certaines caractéristiques de ses déplacements, comme sa vitesse maximale ou de son activité nocturne (variables selon les individus) (**chap. 4**).

4. Perspectives

4.1. Valorisation des données non analysées

Une partie des données récoltées dans le chapitre 2 et le chapitre 4 n'a pas encore été analysée et peut être utilisée pour tester d'autres hypothèses structurales du modèle (**chap. 4**) et pour déterminer si d'autres prédateurs dans les bananeraies pourraient répondre aux habitats de manière comparable aux dermaptères (**chap. 2.**).

4.1.1. Test des hypothèses structurales du modèle

En parallèle de l'expérience présentée au chapitre 4, deux autres arènes avaient été créées pour suivre les déplacements d'*E. caraibea* dans des couverts végétaux (« couvert ») et une arène « mixte » contenant des surfaces de végétaux, de résidus de bananier, et de sol nu (« mixte ») (**Fig. V- 1**). Les trajectoires des dermaptères sur l'arène « couvert » pourraient permettre de tester l'effet de la présence de végétaux par rapport au sol nu ou aux résidus de bananiers sur les déplacements de prospection d'*E. caraibea*. Bien que des couverts végétaux soient présents dans de nombreuses bananeraies, leur impact sur les dermaptères reste encore mal compris (cf. **chap. 2**). L'arène « mixte » pourrait nous permettre de tester certaines hypothèses du modèle Foragescape. Avec les techniques de détection de points de changement significatifs (Edelhoff et al., 2016), tout d'abord, nous pourrions évaluer si des changements dans les paramètres du mouvement (distances et angles relatifs) ont bien lieu entre les différents habitats. Le comportement dans les interfaces entre les habitats, en particulier, pourrait nous permettre d'évaluer si nos hypothèses sur la probabilité de traverser d'un habitat favorable (couvert ou résidus) vers un habitat défavorable (sol nu) se vérifient pour *E. caraibea*. Des déviations qualitatives par rapport aux hypothèses du modèle Foragescape seraient alors en mesure de guider des changements dans la structure du modèle. Des déviations seulement quantitatives pourraient, à l'inverse, nous permettre d'affiner les prédictions quantitatives du modèle par une meilleure estimation de la probabilité de traverser les habitats.

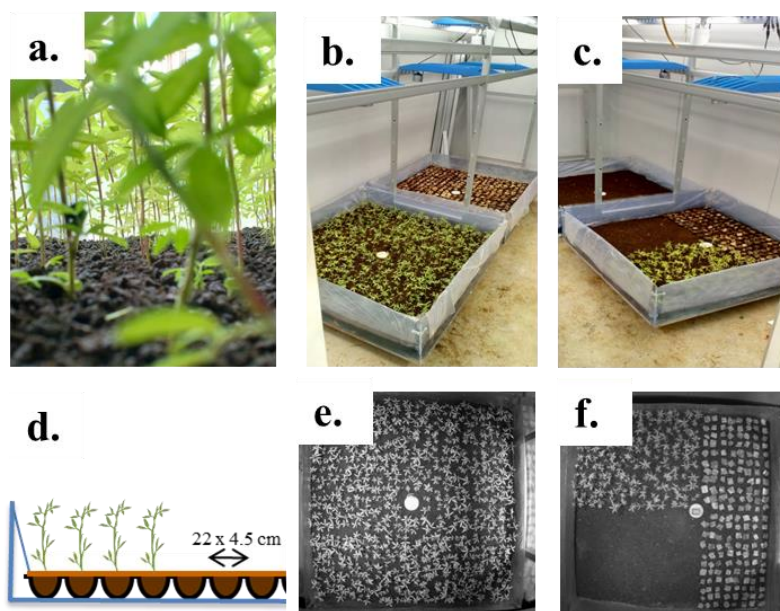


Fig. V- 1 : Dispositif expérimental pour le suivi d'*E. caraibea* dans des couverts végétaux ou des couverts mixtes de végétaux, résidus et sol nu : a. schéma de la disposition des plantes du couvert dans l'arène, b. et c. photos du dispositif pour l'arène « couvert », c. et d. photos du dispositif pour l'arène « mixte », e. et f. images extraites des vidéos nocturnes infrarouges pour l'arène « couvert » et « mixte », respectivement.

Il reste, cependant, quelques obstacles méthodologiques à franchir pour parvenir à extraire les trajectoires des vidéos de ces deux arènes. Les deux arènes ont été construites de manière similaire aux arènes de sol nu et de résidus. Les techniques de suivi par caméras infrarouges, de suppression du fond immobile et du bruit de fond, présentées dans le chapitre 4 ont ainsi pu être mobilisées (**Fig. V- 1b, c, e & f**). Elles n'ont pas suffi, cependant, à réduire le bruit de fond engendré par les micromouvements des couverts végétaux. Un travail supplémentaire de suppression du bruit sera nécessaire avant de pouvoir analyser les résultats.

4.1.2. Réponse d'autres prédateurs aux habitats dans les bananeraies

Dans la littérature, il est souvent mentionné l'intérêt pour le CBC de favoriser une diversité d'ennemis naturels (Tscharnkte et al., 2007; Tylianakis et Romo, 2010). Cette stratégie peut être d'autant plus importante pour les prédateurs généralistes qui seraient souvent moins efficaces que les prédateurs spécialistes (Symondson et al., 2002; Snyder et Ives, 2003). Elle est donc pertinente pour le cas du contrôle du charançon du bananier, d'autant que le dermaptère *E. caraibea* est un prédateur potentiel du charançon (Mollot et al., 2014) et a été trouvé en faible quantité dans les bananeraies (**chap. 2 section 2**). En conséquence, il serait intéressant de savoir comment d'autres prédateurs dans les bananeraies peuvent être affectés par l'organisation spatiale des résidus. Or, les autres arthropodes prédateurs capturés dans les pièges Barber et les quadrats de l'expérience présentée dans le chapitre 2 ont été conservés. Ces données pourraient nous permettre de tester l'effet des occupations de sol (couvert végétal, résidus et sol nu) sur l'abondance et l'activité-densité de ces prédateurs. Nous pourrions ainsi identifier des prédateurs candidats parmi ceux qui montrent des patrons de réponses aux résidus similaires à ceux des dermaptères. Bien entendu, il faudrait également tester leur capacité à trouver et consommer les charançons.

4.2. Suite de la démarche de « pattern-oriented modelling »

Le travail de cette thèse s'est appuyé sur une approche de modélisation pour explorer l'effet de l'organisation spatiale sur le contrôle biologique par conservation (CBC). Au travers d'une démarche de « pattern-oriented modelling », nous avons construit un modèle mécaniste et réalisé des expériences qui nous ont permis de comparer la structure et les sorties du modèle avec les patrons obtenus. Dans la suite de la **section 4.2**, nous allons proposer une série d'expériences ou de simulations permettant de poursuivre cette démarche. Un des intérêts de cette démarche est de construire un modèle basé sur la compréhension des mécanismes sous-jacents et de n'ajouter de nouveaux processus que si le modèle ne parvient pas à transcrire des patrons observés.

4.2.1. Expérience de terrain pour évaluer l'effet des résidus sur les déplacements des dermaptères

À ce stade de notre démarche, il serait très profitable de réaliser une expérience de terrain pour voir si les prédictions du modèle sont correctes *in situ*. Il s'agit donc de tester si des résidus de culture déposés aux pieds des bananiers (= nombre de résidus voisins), ou en bandes suivant les lignes de plantation des bananiers augmentent le nombre de visites des dermaptères *E. caraibea* au pied des bananiers. À la différence du chapitre 2, l'expérience serait réalisée dans une bananeraie expérimentale sans couvert végétal, dans laquelle l'emplacement des résidus serait modifié en conservant une proportion de surface avec des résidus ou de sol nu identique entre les patrons testés. Quatre configurations spatiales pourraient être testées : deux configurations distinctes avec des résidus en patchs, soit au pied de chaque bananier et soit entre les pieds de bananier, et deux configurations distinctes avec les résidus en bandes, soit sur les lignes ou soit entre les lignes de plantation des bananiers. Les surfaces considérées pourront être réduites par rapport à celle considérée dans le modèle du chapitre 3. Le nombre de dermaptères du genre *Euborellia* dans les 4 pièges Barber au pied des bananiers pourrait être relevé quotidiennement sur plusieurs jours successifs (ou plusieurs sessions de piégeages), permettant de réduire le temps pris par

l'identification et de maximiser les chances de capture. Enfin, le design expérimental pourrait être testé en amont au moyen du modèle Foragescape calibré sur *E. carai-bea* (**chap. 4 section 2**). Il n'est pas impératif dans cette expérience de contrôler directement le nombre de dermaptères dans la mesure où la quantité de résidus des bananeraies serait maintenue stable dans le temps. Si cela n'est pas trop coûteux expérimentalement, cependant, il pourrait être intéressant de prévoir un lâcher d'une centaine de dermaptères marqués dans chaque configuration spatiale testée avant le début des piégeages.

Dans le cas où les résultats de cette expérience seraient en accord avec les résultats prédits par le modèle, nous pourrions aller plus loin en testant l'effet de ces mêmes configurations spatiales dans des conditions plus proches de la production agricole. Nous pourrions, par exemple, maintenir ces configurations spatiales sur un cycle complet de production et constater l'effet sur les dégâts causés par le charançon du bananier dans une expérience similaire à celle proposée par Carval et al. (2016). Ces expériences nous permettraient de confronter l'effet *per capita* des prédateurs avec d'autres composantes importantes pour le CBC, tel que la dynamique des populations. Si, au contraire, les résultats de l'expérience montraient des différences avec les prédictions du modèle, nous pourrions explorer d'autres aspects du comportement des dermaptères qui pourraient expliquer ces résultats (**section 4.2.2**).

4.2.2. Simulations et expériences de comportement supplémentaires

Dans le cas où les expériences de terrain contrediraient les prédictions du modèle (**chap. 3 & 4**), le modèle Foragescape peut être utilisé pour explorer si d'autres mécanismes sont en mesure d'expliquer les résultats observés. Une première approche serait d'intégrer des comportements observés spécifiquement chez les dermaptères pour voir si cela permet de mieux expliquer les résultats obtenus. Le modèle Foragescape pourrait ainsi intégrer des comportements observés dans l'expérience du chapitre 4 comme un biais directionnel, une différence d'activité journalière ou un comportement de « wall-following behavior ». Cette approche pourrait améliorer notre compréhension des déplacements des dermaptères. Une autre approche serait d'intégrer certains mécanismes connus pour jouer un rôle sur le déplacement. On pourrait prendre en compte, par exemple, l'état interne de l'individu (**section 2.4**). Une manière classique est d'intégrer une dimension énergétique aux déplacements des individus (Arrignon et al., 2007; Railsback et Johnson, 2011; Fachada et al., 2015). Il serait également intéressant d'intégrer des effets d'interactions entre les dermaptères sur leurs déplacements. Chez les carabes, par exemple, une tendance à l'évitement des zones déjà explorées par des congénères a été mise en évidence (Guy et al., 2008).

Des expériences de comportement sur *E. carai-bea* pourraient être également effectuées en complément ou en parallèle des simulations pour améliorer notre compréhension mécaniste des déplacements et tester les mécanismes qui semblent, via le modèle, expliquer les patrons obtenus sur le terrain. Des expériences évaluant, par exemple, les dépenses énergétiques des déplacements, l'effet de la présence de congénères sur les déplacements, ainsi que les caractéristiques individuelles de l'activité d'*E. carai-bea*, pourraient permettre de tester les mécanismes intégrés dans le modèle et d'obtenir de meilleures valeurs de paramètres.

Ces allers-retours entre les expériences et la modélisation à l'échelle de la parcelle, ainsi que les expériences sur les mécanismes des déplacements fins des prédateurs s'inscrivent dans une démarche susceptible d'aider à acquérir progressivement une meilleure connaissance des mécanismes essentiels pour expliquer l'effet de l'organisation spatiale sur les déplacements des prédateurs dans la parcelle.

4.3. Relier l'effet *per capita* des prédateurs aux autres composantes du CBC

Dans cette thèse, nous avons exploré l'effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats sur l'efficacité *per capita* des prédateurs dans le CBC. Il serait intéressant de relier le modèle Foragescape avec des composantes importantes du CBC, c'est-à-dire la balance entre l'immigration et l'émigration des prédateurs dans la parcelle agricole, la dynamique des populations des ravageurs et des prédateurs, ainsi que le comportement de prédation du prédateur sur le ravageur (**chap. 1 section 2.4.2**).

Une manière d'explorer l'effet de l'émigration ou l'immigration des prédateurs dans la parcelle agricole serait d'intégrer au modèle Foragescape une modification du nombre de prédateurs dans la parcelle en fonction d'un taux d'émigration et d'immigration. Cette technique reviendrait à augmenter artificiellement le nombre de prédateurs comme nous l'avons déjà fait dans le chapitre 3. Elle pourrait être intéressante pour explorer l'effet combiné de l'immigration et de l'organisation spatiale sur des périodes transitoires comme, par exemple, des scénarios de recolonisation.

La prise en compte de la dynamique des populations est une étape aussi importante que complexe à entreprendre. Une première approche, serait d'intégrer uniquement la dynamique des ravageurs qui a déjà été modélisée par le modèle individu centré spatialement explicite COSMOS (Vinatier et al., 2009; Vinatier et al., 2012c). Ce modèle a une résolution journalière et ne considère que les femelles, mais distingue bien les différents stades de développement, dont le stade œuf qui est a priori la cible des dermaptères. Il resterait encore à définir la relation de prédation entre le dermaptère et le charançon qui n'est pas encore bien connue (cf. paragraphe suivant). Enfin, nous pourrions intégrer la dynamique de population des dermaptères via les mécanismes de reproduction et de mortalité des dermaptères. À ce stade, il serait d'autant plus intéressant d'intégrer une dimension énergétique qui peut relier la survie, la consommation de nourriture et la reproduction. Un tel modèle pourrait permettre de tester les patrons spatiaux qui nous intéressent (**section 4.1.1**) et d'établir comment, dans le cas du dermaptère et du charançon, ces différentes composantes du CBC interagissent. Ce type d'intégration « réaliste » et « précise » serait assez lourd à mettre en œuvre et nécessiterait un long travail expérimental de validation qualitative et quantitative de ces mécanismes. Plusieurs modèles individu-centrés avec ce type de complexité existent, mais leurs conclusions sont difficilement transférables à d'autres espèces (Arrignon et al., 2007; Railsback et Johnson, 2011; Railsback et Johnson, 2014). On peut rappeler ici la phrase de Levins (Levins, 1968, p7): « *it is not possible to maximize simultaneously generality, realism and precision* ». On perdrait alors l'intérêt des choix de simplicité pris dans ce modèle Foragescape et cela nécessiterait de nombreuses validations expérimentales. Une autre approche plus simple et peut-être plus productive à court terme serait d'intégrer dans le modèle de dynamique de population du charançon COSMOS une prédation qui dépendrait de l'organisation spatiale des habitats dans la parcelle, comme prédit par notre modèle. La prédation serait alors plus fréquente au pied des bananiers qui auraient un grand nombre de résidus voisins.

Enfin, il pourrait être intéressant, dans une perspective de contrôle du charançon dans les bananeraies, d'améliorer nos connaissances sur le comportement de prédation d'*E. carai-bea* sur ces derniers. Dans un premier temps, des tests de choix entre les différents stades du charançon et des proies alternatives pourraient être effectués. Ces expériences sont cependant peu représentatives de la capacité des prédateurs à capturer des proies *in vivo*. Nous pourrions observer le comportement plus fin de recherche d'*E. carai-bea* au pied du bananier, infecté par des œufs de charançon, pour établir les chances qu'il a de trouver et de consommer les œufs. Nous pourrions nous inspirer d'une expérience réalisée sur les espèces de Staphyliniformia et d'*Euborellia* par Koppenhöfer (Koppenhöfer, 1993).

5. Conclusions générales

Ce travail de thèse a permis d'établir des connaissances à la fois théoriques sur l'effet de l'organisation spatiale des habitats sur le CBC et pratiques sur l'agrosystème des bananeraies et du dermptère *E. caraibea* (Fig. V- 2). En particulier, ce travail suggère que les habitats peuvent être un bon outil pour manipuler le comportement des arthropodes prédateurs terrestres et généralistes dans une stratégie de CBC à l'échelle inter-parcellaire. Plus généralement, il donne des éléments en faveur d'une considération de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats dans les stratégies de diversification des habitats.



Fig. V- 2 : Résumé des conclusions et des apports de la thèse par chapitre (photos personnelles, Iris Abu Baker).

Références bibliographiques

- Abera-Kalibata, A.M., Gold, C.S., Van Driesche, R., 2008. Experimental evaluation of the impacts of two ant species on banana weevil in Uganda. *Biol Control* 46, 147-157.
- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2013. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agric For Entomol* 15, 24-33.
- Albouy, V., Caussanel, C., 1990. Dermaptères et perce-oreilles, in: naturelle, F.f.d.s.d.s. (Ed.), Faune de France. Laboratoire d'Entomologie Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, p. 253.
- Allema, A.B., Rossing, W.A.H., van der Werf, W., Heusinkveld, B.G., Bukovinszky, T., Steingröver, E., van Lenteren, J.C., 2012. Effect of light quality on movement of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae). *J Appl Entomol* 136, 793-800.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74, 19-31.
- Altieri, M.A., Letourneau, D.K., 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protect* 1, 405-430.
- Andow, D.A., 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annu Rev Entomol* 36, 561-586.
- Anselme, P., 2015. Enhanced exploratory activity in woodlice exposed to random visuo-tactile patterns. *Learn Motiv* 50, 48-58.
- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.-P., Balent, G., Monteil, C., 2007. Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecol Model* 205, 423-436.
- Aviron, S., Kindlmann, P., Burel, F., 2007. Conservation of butterfly populations in dynamic landscapes: The role of farming practices and landscape mosaic. *Ecol Model* 205, 135-145.
- Aviron, S., Poggi, S., Varennes, Y.D., Lefevre, A., 2016. Local landscape heterogeneity affects crop colonization by natural enemies of pests in protected horticultural cropping systems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 227, 1-10.
- Baguette, M., Clobert, J., Schtickzelle, N., 2011. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: experimental changes in habitat quality induced negative density-dependent dispersal. *Ecography* 34, 170-176.
- Baguette, M., Mennechez, G., Petit, S., Schtickzelle, N., 2003. Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclossiana eunomia*. *C R Biol* 326.
- Baker, L.B., 2007. Effect of corridors on the movement behavior of the jumping spider *Phidippus princeps* (Araneae, Salticidae). *Canadian Journal of Zoology* 85, 802-808.
- Barbosa, P. (ed.) 1998. Conservation Biological Control 1st ed. Academic Press 396 pp.
- Barnes, A.D., Spey, I.-K., Rohde, L., Brose, U., Dell, A.I., 2015. Individual behaviour mediates effects of warming on movement across a fragmented landscape. *Funct Ecol* 29, 1543-1552.
- Barraquand, F., Benhamou, S., 2008. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology* 89, 3336-3348.
- Barrès, B., Micoud, A., Corio-Costet, M.-F., Debieu, D., Fillinger, S., Walker, A.-S., . . . Siegwart, M., 2016. Trends and Challenges in Pesticide Resistance Detection. *Trends Plant Sci* 21, 834-853.
- Begg, G.S., Cook, S.M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., . . . Birch, A.N.E., 2017. A functional overview of conservation biological control. *Crop Protect* 97, 145-158.

RÉFÉRENCES

- Belisle, M., 2005. Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* 86, 1988-1995.
- Bell, W.J. (ed.) 1991. *Searching Behaviour - The behavioural ecology of finding resources* 358 pp.
- Benhamou, S., 2007. How Many Animals Really Do the Lévy Walk? *Ecology* 88, 1962-1969.
- Benhamou, S., Bovet, P., 1989. How animals use their environment: a new look at kinesis. *Anim Behav* 38, 375-383.
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., Crick, H.Q.P., 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *J Appl Ecol* 39, 673-687.
- Berryman, A.A., 1992. The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73, 1530-1535.
- Bianchi, F., Schellhorn, N.A., Buckley, Y.M., Possingham, H.P., 2010. Spatial variability in ecosystem services: simple rules for predator-mediated pest suppression. *Ecol Appl* 20, 2322-2333.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharrntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 1715-1727.
- Bianchi, F.J.J.A., Honěk, A., van der Werf, W., 2007. Changes in agricultural land use can explain population decline in a ladybeetle species in the Czech Republic: evidence from a process-based spatially explicit model. *Landscape Ecol* 22, 1541-1554.
- Bianchi, F.J.J.A., Schellhorn, N.A., van der Werf, W., 2009a. Foraging behaviour of predators in heterogeneous landscapes: the role of perceptual ability and diet breadth. *Oikos* 118, 1363-1372.
- Bianchi, F.J.J.A., Schellhorn, N.A., van der Werf, W., 2009b. Predicting the time to colonization of the parasitoid *Diadegma semiclausum*: the importance of the shape of spatial dispersal kernels for biological control. *Biol Control* 50, 267-274.
- Bianchi, F.J.J.A., Van Der Werf, W., 2003. The effect of the area and configuration of hibernation sites on the control of aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae) in agricultural landscapes: a simulation study. *Environ Entomol* 32, 1290-1304.
- Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., 2008. Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biol Control* 46, 400-408.
- Bianchi, F.J.J.A., Walters, B.J., ten Hove, A.L.T., Cunningham, S.A., van der Werf, W., Douma, J.C., Schellhorn, N.A., 2015. Early-season crop colonization by parasitoids is associated with native vegetation, but is spatially and temporally erratic. *Agriculture Ecosystems & Environment* 207, 10-16.
- Bierzychudek, P., Warner, K., 2015. Modeling caterpillar movement to guide habitat enhancement for *Speyeria zerene hippolyta*, the Oregon silverspot butterfly. *J Insect Conserv* 19, 45-54.
- Bischoff, A., Pollier, A., Lamarre, E., Salvadori, O., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A., . . . Jaloux, B., 2016. Effects of spontaneous field margin vegetation and surrounding landscape on Brassica oleracea crop herbivory. *Agric, Ecsyst & Environ* 223, 135-143.
- Boccaccio, L., Petacchi, R., 2009. Landscape effects on the complex of *Bactrocera oleae* parasitoids and implications for conservation biological control. *BioControl* 54, 607-616.
- Bommarco, R., Banks, J.E., 2003. Scale as Modifier in Vegetation Diversity Experiments: Effects on Herbivores and Predators. *Oikos* 102, 440-448.
- Bomphrey, R.J., Lawson, N.J., Harding, N.J., Taylor, G.K., Thomas, A.L.R., 2005. The aerodynamics of *Manduca sexta*: digital particle image velocimetry analysis of the leading-edge vortex. *J Exp Biol* 208, 1079-1094.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., . . . Travis, J.M.J., 2012. Costs of dispersal. *Biol Rev* 87, 290-312.

RÉFÉRENCES

- Bostanian, N.J., Goulet, H., O'Hara, J., Masner, L., Racette, G., 2004. Towards insecticide free apple orchards: flowering plants to attract beneficial arthropods. *Biocontrol Sci Technol* 14, 25-37.
- Bourguet, D., Guillemaud, T., 2016. The Hidden and External Costs of Pesticide Use, in: Lichtfouse, E. (ed.), *Sustainable Agriculture Reviews: Volume 19*. Springer International Publishing, Cham, pp. 35-120.
- Bovet, P., Benhamou, S., 1988. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *J Theor Biol* 131, 419-433.
- Brindle, A., 1971. The Dermaptera of the Caribbean. *Studies on the fauna of Curaçao and other caribbean islands* 131, 75.
- Bryan, K.M., Wratten, S.D., 1984. The responses of polyphagous predators to prey spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey. *Ecol Entomol* 9, 251-259.
- Burr, M., 1939. Modern work on earwigs. *Science Progress* (1933-) 34, 20-30.
- Cabidoche, Y.M., Achard, R., Cattani, P., Clermont-Dauphin, C., Massat, F., Sansoulet, J., 2009. Long-term pollution by chlordecone of tropical volcanic soils in the French West Indies: A simple leaching model accounts for current residue. *Environ Pollut* 157, 1697-1705.
- Calabrese, J.M., Fleming, C.H., Gurarie, E., 2016. ctmm: an r package for analyzing animal relocation data as a continuous-time stochastic process. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 1124-1132.
- Calenge, C., 2006. The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Model* 197, 516-519.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., . . . Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., . . . Gonzalez, A., 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am J Bot* 98, 572-592.
- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., . . . Weis, J.J., 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 18123-18128.
- Carval, D., Resmond, R., Achard, R., Tixier, P., 2016. Cover cropping reduces the abundance of the banana weevil *Cosmopolites sordidus* but does not reduce its damage to the banana plants. *Biol Control* 99, 14-18.
- Casas, J., Steinmann, T., Dangles, O., 2008. The aerodynamic signature of running spiders. *PLoS One* 3.
- Chabrier, C., Mauléon, H., Bertrand, P., Lassoudière, A., Patrick, Q., 2005. Banane antillaise, les systèmes de culture évoluent : en Martinique, méthodes alternatives pour réduire l'utilisation des nématicides et insecticides en bananeraies. *Phytoma-La Défense des Végétaux* 584, 12-16.
- Champion, J., 1963. *Le Bananier*. Maisonneuve & Larose.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol Lett* 14, 922-932.
- Charrier, S., Petit, S., Burel, F., 1997. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio-tracing study. *Agric, Ecsyst & Environ* 61, 133-144.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G., Bullock, J.M. (eds.) 2012. *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press 496 pp.
- Collinge, S., Forman, R.T.T., 2009. *Ecology of fragmented landscapes* 1-341 pp.

RÉFÉRENCES

- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., Chaney, K., 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agric, Ecsyst & Environ* 93, 337-350.
- Cook, S.M., Khan, Z.R., Pickett, J.A., 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management, *Annu Rev Entomol*, vol. 52. Annual Reviews, Palo Alto, pp. 375-400.
- Corbett, A., Plant, R.E., 1993. Role of movement in the response of natural enemies to agroecosystem diversification: a theoretical evaluation. *Environ Entomol* 22, 519-531.
- Coulis, M., Joly, F.-X., 2017. Allometric equations for estimating fresh biomass of five soil macroinvertebrate species from neotropical agroecosystems. *European Journal of Soil Biology* 83, 18-26.
- Creed, R.P., Miller, J.R., 1990. Interpreting animal wall-following behavior. *Experientia* 46, 758-761.
- Crossley, D.A., Blair, J.M., 1991. A high-efficiency, low technology Tullgren-type extractor for soil microarthropods. *Agriculture Ecosystems & Environment* 34, 187-192.
- Dagorn, L., Holland, K.N., Itano, D.G., 2007. Behavior of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*T-obesus*) tuna in a network of fish aggregating devices (FADs). *Mar Biol* 151, 595-606.
- Dassou, A.G., Carval, D., Dépigny, S., Fansi, G., Tixier, P., 2015. Ant abundance and *Cosmopolites sordidus* damage in plantain fields as affected by intercropping. *Biol Control* 81, 51-57.
- Davey, J.S., Vaughan, I.P., King, R.A., Bell, J.R., Bohan, D.A., Bruford, M.W., . . . Symondson, W.O.C., 2013. Intraguild predation in winter wheat: prey choice by a common epigeal carabid consuming spiders. *J Appl Ecol* 50, 271-279.
- de Oliveira, A.C.S., Martins, S.G.F., Zacarias, M.S., 2013. An individual-based model for the interaction of the mite *Tetranychus urticae* (Koch, 1836) with its predator *Neoseiulus californicus* (McGregor, 1954) (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae). *Ecol Model* 255, 11-20.
- DeBach, P., Rosen, D., 1991. *Biological Control by Natural Enemies*, 2nd edn ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Deiters, J., Kowalczyk, W., Seidl, T., 2016. Simultaneous optimisation of earwig hindwings for flight and folding. *Biology Open* 5, 638-644.
- Delattre, T., Baudry, J., Burel, F., 2018. An onion-like movement corridor? Possible guidelines emerging from small-scale movement rules. *Ecological Informatics* 45, 48-58.
- Delattre, T., Burel, F., Humeau, A., Stevens, V.M., Vernon, P., Baguette, M., 2010. Dispersal mood revealed by shifts from routine to direct flights in the meadow brown butterfly *Maniola jurtina*. *Oikos* 119, 1900-1908.
- Delattre, T., Collard, B., Lavigne, C., 2019. Keep your enemies closer: enhancing biological control through individual movement rules to retain natural enemies inside the field. *Web Ecol* 19, 15-26.
- Dennis, P., Fry, G.L.A., 1992. Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agric, Ecsyst & Environ* 40, 95-115.
- Dias, N., Hassall, M., Waite, T., 2012. The influence of microclimate on foraging and sheltering behaviours of terrestrial isopods: Implications for soil carbon dynamics under climate change. *Pedobiologia* 55, 137-144.
- Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104, 20684-20689.
- Diehl, J.M.C., Meunier, J., 2018. Surrounding pathogens shape maternal egg care but not egg production in the European earwig. *Behav Ecol* 29, 128-136.

RÉFÉRENCES

- Dominik, C., Seppelt, R., Horgan, F.G., Settele, J., Vaclavik, T., 2018. Landscape composition, configuration, and trophic interactions shape arthropod communities in rice agroecosystems. *J Appl Ecol* 55, 2461-2472.
- Douglas, B., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. 2015 67, 48.
- Dray, S., Royer-Carenzi, M., Calenge, C., 2010. The exploratory analysis of autocorrelation in animal-movement studies. *Ecol Res* 25, 673-681.
- Drees, C., Matern, A., Assmann, T., 2008. Behavioural patterns of nocturnal carabid beetles determined by direct observations under red-light conditions, in: Penev, L., Erwin, T., Assmann, T. (eds.), *Back to the Roots and Back to the Future: Towards a New Synthesis Amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology*, Proceedings. Pensoft Publishers, Sofia, pp. 409-423.
- Duyck, P.-F., Lavigne, A., Vinatier, F., Achard, R., Okolle, J.N., Tixier, P., 2011. Addition of a new resource in agroecosystems: do cover crops alter the trophic positions of generalist predators? *Basic Appl Ecol* 12, 47-55.
- Edelhoff, H., Signer, J., Balkenhol, N., 2016. Path segmentation for beginners: an overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns. *Movement Ecology* 4.
- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46, 387-400.
- Eitzinger, B., Traugott, M., 2011. Which prey sustains cold-adapted invertebrate generalist predators in arable land? Examining prey choices by molecular gut-content analysis. *J Appl Ecol* 48, 591-599.
- Elliott, E.T., Cole, C.V., 1989. A Perspective on Agroecosystem Science. *Ecology* 70, 1597-1602.
- Elton, C. (ed.) 1927. *Animal ecology*. The macmillan compagny, New York.
- Elton, C. (ed.) 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Springer US 181 pp.
- Engel, J., Hertzog, L., Tiede, J., Wagg, C., Ebeling, A., Briesen, H., Weisser, W.W., 2017. Pitfall trap sampling bias depends on body mass, temperature, and trap number: insights from an individual-based model. *Ecosphere* 8.
- Fachada, N., Lopes, V.V., Martins, R.C., Rosa, A.C., 2015. Towards a standard model for research in agent-based modeling and simulation. *PeerJ Computer Science* 1, e36.
- Fahrig, L., 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecol Appl* 12, 346-353.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487-515.
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40, 1649-1663.
- Fahrig, L., 2017. Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se, in: Futuyma, D.J. (ed.), *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 48, vol. 48. Annual Reviews, Palo Alto, pp. 1-23.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., . . . Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14, 101-112.
- Fanini, L., Lowry, J.K., 2016. Comparing methods used in estimating biodiversity on sandy beaches: Pitfall vs. quadrat sampling. *Ecol Indicators* 60, 358-366.
- FAO, 2017. *Food and agriculture: driving action across the 2030 Agenda for Sustainable Development*.
- Ferber, J., 1995. *Les systèmes multi-agents : vers une intelligence collective*. InterEditions.

RÉFÉRENCES

- Fieberg, J., Matthiopoulos, J., Hebblewhite, M., Boyce, M.S., Frair, J.L., 2010. Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 2233-2244.
- Firle, S., Bommarco, R., Ekbom, B., Natiello, M., 1998. The Influence of Movement and Resting Behavior on the Range of Three Carabid Beetles. *Ecology* 79, 2113-2122.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Kaitala, V., 2006. Beyond Fragmentation: The Continuum Model for Fauna Research and Conservation in Human-Modified Landscapes. *Oikos* 112, 473-480.
- Flather, C.H., Bevers, M., 2002. Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *Am Nat* 159, 40-56.
- Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.W., Duchesne, T., Mao, J.S., 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone national park. *Ecology* 86, 1320-1330.
- François, M., Moreau, R., Sylvander, B. (eds.) 2005. *Agriculture biologique en Martinique: Quelles perspectives de développement ?* IRD Editions.
- Frank, S.D., 2010. Biological control of arthropod pests using banker plant systems: Past progress and future directions. *Biol Control* 52, 8-16.
- Frasnelli, E., 2013. Brain and behavioral lateralization in invertebrates. *Frontiers in psychology* 4, 939-939.
- Freemark, K.E., Merriam, H.G., 1986. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biol Conserv* 36, 115-141.
- Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., . . . Ozier-Lafontaine, H., 2014. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agron Sustain Dev* 35, 607-623.
- Garcia, D., Minarro, M., Martinez-Sastre, R., 2018. Birds as suppliers of pest control in cider apple orchards: Avian biodiversity drivers and insectivory effect. *Agriculture Ecosystems & Environment* 254, 233-243.
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., Valantin-Morison, M., 2018. Understanding plant-arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *J Pest Sci* 91, 943-955.
- Gibson, G., 1995. A behavioural test of the sensitivity of a nocturnal mosquito, *Anopheles gambiae*, to dim white, red and infra-red light. *Physiol Entomol* 20, 224-228.
- GIMP team, 1997-2018. GNU Image Manipulation Program. <http://gimp.org>. v 2.10,
- Gloaguen, P., 2015. *Modélisation mécaniste et stochastique des trajectoires pour l'halieutique* Mechanistic and stochastique modelling of trajectories for fisheries science. Université Européenne de Bretagne, Agrocampus-Ouest.
- Gold, C.S., Pena, J.E., B., K.E., 2001. Biology and integrated pest management for the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae). *Integr Pest Manage Rev* 6, 79-155.
- Goodwin, B.J., Fahrig, L., 2002. Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Canadian Journal of Zoology* 80, 24-35.
- Gowen, S.R., Queneherve, P., Fogain, R., 2005. Nematode parasites of bananas and plantains, in: Luc, M., Sikora, R.A., Bridge, J. (eds.), *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture - Second Edition*, Wallingford, pp. 611-643.
- Gras, P., Tscharrntke, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsa, A., Clough, Y., 2016. How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *J Appl Ecol*, n/a-n/a.

RÉFÉRENCES

- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., . . . DeAngelis, D.L., 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol Model* 198, 115-126.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J., Railsback, S.F., 2010. The ODD protocol: a review and first update. *Ecol Model* 221, 2760-2768.
- Grimm, V., Railsback, S.F., 2005. *Individual-based Modeling and Ecology* Princeton university press 448 pp.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., . . . DeAngelis, D.L., 2005. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science* 310, 987-991.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Barbosa, P., 2000. Success in Conservation Biological Control of Arthropods, in: Gurr, G.M., Wratten, S.D. (eds.), *Biological Control: Measures of Success*. Springer Netherlands Dordrecht.
- Guy, A.G., Bohan, D.A., Powers, S.J., Reynolds, A.M., 2008. Avoidance of conspecific odour by carabid beetles: a mechanism for the emergence of scale-free searching patterns. *Anim Behav* 76, 585-591.
- Haaland, C., Naisbit, R.E., Bersier, L.-F., 2011. Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity* 4, 60-80.
- Haddad, N.M., Baum, K.A., 1999. An experimental test of corridor effects on butterfly densities. *Ecol Appl* 9, 623-633.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., . . . Townshend, J.R., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci Adv* 1.
- Haddad, N.M., Gonzalez, A., Brudvig, L.A., Burt, M.A., Levey, D.J., Damschen, E.I., 2016. Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. *Ecography*, n/a-n/a.
- Hajek, A., 2004. *Natural Enemies : An Introduction to Biological Control*, Cambridge 396 pp.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L., 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildl Soc Bull* 25, 173-182.
- Hancock, M.H., Legg, C.J., 2012. Pitfall trapping bias and arthropod body mass. *Insect Conservation and Diversity* 5, 312-318.
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41.
- Hassell, M.P., May, R.M., 1986. Generalist and Specialist Natural Enemies in Insect Predator-Prey Interactions. *J Anim Ecol* 55, 923-940.
- Hebard, M., 1921. The Janeirensis Group of the Genus *Euborellia*, with the Description of a New Species (Dermaptera). *Transactions of the American Entomological Society (1890-)* 47, 319-324.
- Heise, B.A., 1992. Sensitivity of mayfly nymphs to red light: implications for behavioural ecology 331-336 pp.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., Settele, J., 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodivers Conserv* 13, 207-251.
- Henri, D.C., Jones, O., Tsiattalos, A., Thébault, E., Seymour, C.L., van Veen, F.J.F., 2015. Natural vegetation benefits synergistic control of the three main insect and pathogen pests of a fruit crop in southern Africa. *J Appl Ecol* 52, 1092-1101.
- Hiebeler, D., 2000. Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities: landscape generation and local dispersal. *Ecology* 81, 1629-1641.
- Hill, M.F., Caswell, H., 1999. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. *Ecol Lett* 2, 121-127.

RÉFÉRENCES

- Hocking, D.J., Babbitt, K.J., 2014. Amphibian contributions to ecosystem services. *Herpetol Conserv Biol* 9, 1-17.
- Hokkanen, H.M.T., 2000. The making of a pest: recruitment of *Meligethes aeneus* onto oilseed Brassicas. *Entomol Exp Appl* 95, 141-149.
- Holland, J.M., Birkett, T., Southway, S., 2009. Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *BioControl* 54, 19-33.
- Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor Popul Biol* 12, 197-129.
- Holt, R.D., Hochberg, M.E., 2001. Indirect Interactions, Community Modules and Biological Control: a Theoretical Perspective, in: Wajnberg, E., Scott, J.K., Quimby, P.C. (eds.), *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*, vol. 125. CABI Publishing ed. CABI Publishing, pp. 13 - 37.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., 1994. The ecological consequence of shared natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 25, 495-520.
- Huffaker, C.B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *A Journal of Agricultural Science* 27, 795-835.
- Hunter, M.D., 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agric For Entomol* 4, 159-166.
- Hurlbert, A.H., Ballantyne, F., Powell, S., 2008. Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecol Entomol* 33, 144-154.
- Jackson, H.B., Fahrig, L., 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecol* 27, 929-941.
- Jackson, H.B., Fahrig, L., 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecol Biogeogr* 24, 52-63.
- James, A., Plank, M.J., Edwards, A.M., 2011. Assessing Levy walks as models of animal foraging. *J R Soc Interface* 8, 1233-1247.
- Jandt, J.M., Bengston, S., Pinter-Wollman, N., Pruitt, J.N., Raine, N.E., Dornhaus, A., Sih, A., 2014. Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. *Biol Rev* 89, 48-67.
- Jaqaman, K., Loerke, D., Mettlen, M., Kuwata, H., Grinstein, S., Schmid, S.L., Danuser, G., 2008. Robust single-particle tracking in live-cell time-lapse sequences. *Nat Methods* 5, 695.
- Jeanson, R., Blanco, S., Fournier, R., Deneubourg, J.L., Fourcassie, V., Theraulaz, G., 2003. A model of animal movements in a bounded space. *J Theor Biol* 225, 443-451.
- Joachim, C., Weisser, W.W., 2015. Does the aphid alarm pheromone (E)-beta-farnesene act as a kairomone under field conditions? *J Chem Ecol* 41, 267-275.
- Jones, D.R., 2000. *Diseases of banana, abaca and enset*. CABI Publisher, UK.
- Jonsson, M., Wratten, S.D., Landis, D.A., Gurr, G.M., 2008. Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. *Biol Control* 45, 172-175.
- Jonsson, M., Wratten, S.D., Robinson, K.A., Sam, S.A., 2009. The impact of floral resources and omnivory on a four trophic level food web. *Bull Entomol Res* 99, 275-285.
- Kareiva, P., Odell, G., 1987. Swarms of Predators Exhibit "Preytaxis" if Individual Predators Use Area-Restricted Search. *The American Naturalist* 130, 233-270.
- Kareiva, P.M., Shigesada, N., 1983. Analyzing Insect Movement as a Correlated Random Walk. *Oecologia* 56, 234-238.

RÉFÉRENCES

- Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., DeClerck, F., Grab, H., . . . Zou, Y., 2018. Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Kindlmann, P., Burel, F., 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecol*.
- King, R.A., Vaughan, I.P., Bell, J.R., Bohan, D.A., Symondson, W.O.C., 2010. Prey choice by carabid beetles feeding on an earthworm community analysed using species- and lineage-specific PCR primers. *Mol Ecol* 19, 1721-1732.
- Kissling, W.D., Pattemore, D.E., Hagen, M., 2014. Challenges and prospects in the telemetry of insects. *Biol Rev* 89, 511-530.
- Kocarek, P., Dvorak, L., Kirstova, M., 2015. *Euborellia annulipes* (Dermaptera: Anisolabididae), a new alien earwig in Central European greenhouses: potential pest or beneficial inhabitant? *Appl Entomol Zool* 50, 201-206.
- Koppenhöfer, A.M., 1993. Egg predators of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Col., Curculionidae) in western Kenya. *J Appl Entomol* 116, 352-357.
- Koppenhöfer, A.M., Reddy, K.V.S., Madel, G., Lubega, M.C., 1992. Predators of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Col., Curculionidae) in western Kenya. *J Appl Entomol* 114, 530-533.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., . . . Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol Lett* 10, 299-314.
- Kruess, A., Tscharntke, T., 1994a. Habitat fragmentation, species loss, and biological-control. *Science* 264, 1581-1584.
- Kruess, A., Tscharntke, T., 1994b. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264, 1581-1584.
- Lamb, R.J., 1975. Effects of dispersion, travel, and environmental heterogeneity on populations of the earwig *Forficula auricularia* L. *Canadian Journal of Zoology* 53, 1855-1867.
- Lamb, R.J., Wellington, W.G., 1974. TECHNIQUES FOR STUDYING THE BEHAVIOR AND ECOLOGY OF THE EUROPEAN EARWIG, *FORFICULA AURICULARIA* (DERMAPTERA: FORFICULIDAE). *The Canadian Entomologist* 106, 881-888.
- Lamb, R.J., Wellington, W.G., 1975. LIFE HISTORY AND POPULATION CHARACTERISTICS OF THE EUROPEAN EARWIG, *FORFICULA AURICULARIA* (DERMAPTERA: FORFICULIDAE), AT VANCOUVER, BRITISH COLUMBIA1. *The Canadian Entomologist* 107, 819-824.
- Landis, D.A., Gardiner, M.M., van der Werf, W., Swinton, S.M., 2008. Increasing corn for biofuel production reduces biocontrol services in agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 20552-20557.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu Rev Entomol* 45, 175-201.
- Lassoudière, A., 2007. *Le bananier et sa culture*. Ed. Quae, Versailles, France 383 pp.
- Lavigne, C., Achard, R., Tixier, P., Jannoyer, M.L., 2012. How to integrate cover crops to enhance sustainability in banana and citrus cropping systems, in: Wuensche, J.N., Albrigo, L.G., Gubbuk, H., Reinhardt, D.H., Staver, C., VanDenBergh, I. (eds.), *Xxviii International Horticultural Congress on Science and Horticulture for People*, vol. 928. *Int Soc Horticultural Science*, Leuven 1, pp. 351-357.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., . . . Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7, 601-613.

RÉFÉRENCES

- Lemos, W.P., Ramalho, F.S., Zanuncio, J.C., 2003. Age-dependent fecundity and life-fertility tables for *Euborellia annulipes* (Lucas) (Dermaptera : Anisolabididae) a cotton boll weevil predator in laboratory studies with an artificial diet. *Environ Entomol* 32, 592-601.
- Letourneau, D.K., Armbrrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., . . . Trujillo, A.R., 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol Appl* 21, 9-21.
- Levins, R., 1968. *Evolution in Changing Environments : some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton 120 pp.
- Levins, R., 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, 237-240.
- Lo Pinto, M., Wajnberg, E., Colazza, S., Curty, C., Fauvergue, X., 2004. Olfactory response of two aphid parasitoids, *Lysiphlebus testaceipes* and *Aphidius colemani*, to aphid-infested plants from a distance. *Entomol Exp Appl* 110, 159-164.
- Longley, M., Jepson, P.C., Izquierdo, J., Sotherton, N., 1997. Temporal and spatial changes in aphid and parasitoid populations following applications of deltamethrin in winter wheat. *Entomol Exp Appl* 83, 41-52.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., . . . Wardle, D.A., 2001. Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804-808.
- Loxdale, H.D., Harvey, J.A., 2016. The 'generalism' debate: misinterpreting the term in the empirical literature focusing on dietary breadth in insects. *Biol J Linn Soc* 119, 265-282.
- Lys, J.A., Zimmermann, M., Nentwig, W., 1994. Increase in activity density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management. *Entomol Exp Appl* 73, 1-9.
- Maas, B., Clough, Y., Tschardtke, T., 2013. Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecol Lett* 16, 1480-1487.
- MacArthur, R., 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology* 36, 533-536.
- MacArthur, R.H., 1962. Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 48, 1893-1897.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*, REV - Revised ed. Princeton University Press.
- Macfadyen, S., Hopkinson, J., Parry, H., Neave, M.J., Bianchi, F.J.J.A., Zalucki, M.P., Schellhorn, N.A., 2015. Early-season movement dynamics of phytophagous pest and natural enemies across a native vegetation-crop ecotone. *Agriculture Ecosystems & Environment* 200, 110-118.
- Mailleret, L., Grogard, F., 2006. Optimal release policy for prophylactic biological control, in: Commault, C., Marchand, N. (eds.), *Positive Systems, Proceedings*, vol. 341. Springer-Verlag Berlin, Berlin, pp. 89-96.
- Malagnoux, L., Capowiez, Y., Rault, M., 2015. Impact of insecticide exposure on the predation activity of the European earwig *Forficula auricularia*. *Environmental Science and Pollution Research* 22, 14116-14126.
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., . . . Valantin-Morison, M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron Sustain Dev* 29, 43-62.
- Marshall, E.J.R., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agric, Ecosyst & Environ* 89, 5-21.

RÉFÉRENCES

- Martin, A.E., Fahrig, L., 2015. Matrix quality and disturbance frequency drive evolution of species behavior at habitat boundaries. *Ecology and Evolution* 5, 5792-5800.
- Martin, E.A., Reineking, B., Seo, B., Steffan-Dewenter, I., 2013. Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110, 5534-5539.
- Martin, E.A., Seo, B., Park, C.-R., Reineking, B., Steffan-Dewenter, I., 2016. Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecol Appl* 26, 448-462.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112-118.
- Mayer, P., 2006. Biodiversity—The Appreciation of Different Thought Styles and Values Helps to Clarify the Term. *Restor Ecol* 14, 105-111.
- Mayor, S.J., Schneider, D.C., Schaefer, J.A., Mahoney, S.P., 2009. Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience* 16, 238-247.
- McCann, K., Hastings, A., Huxel, G.R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395, 794.
- McClintock, B.T., King, R., Thomas, L., Matthiopoulos, J., McConnell, B.J., Morales, J.M., 2012. A general discrete-time modeling framework for animal movement using multistate random walks. *Ecol Monogr* 82, 335-349.
- McIntyre, B.D., Gold, C.S., Kshaija, I., Ssali, H., Night, G., Bwamiki, D., 2001. Effects of legume intercrops on soil-borne pests, biomass, nutrients and soil water in banana. *Biol Fertility Soils* 34, 342-348.
- McIntyre, N.E., Wiens, J.A., 1999. Interactions between landscape structure and animal behavior: the roles of heterogeneously distributed resources and food deprivation on movement patterns. *Landscape Ecol* 14, 437-447.
- Mollot, G., Duyck, P.F., Lefeuvre, P., Lescourret, F., Martin, J.F., Piry, S., . . . Tixier, P., 2014. Cover cropping alters the diet of arthropods in a banana plantation: a metabarcoding approach. *PLoS One* 9, e93740.
- Mollot, G., Tixier, P., Lescourret, F., Quilici, S., Duyck, P.-F., 2012. New primary resource increases predation on a pest in a banana agroecosystem. *Agric For Entomol* 14, 317-323.
- Monagan, I.V., Morris, J.R., Rabosky, A.R.D., Perfecto, I., Vandermeer, J., 2017. Anolis lizards as biocontrol agents in mainland and island agroecosystems. *Ecology and Evolution* 7, 2193-2203.
- Monteiro, L.B., Lavigne, C., Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.-F., Sauphanor, B., 2013. Predation of codling moth eggs is affected by pest management practices at orchard and landscape levels. *Agric, Ecsyst & Environ* 166, 86-93.
- Morales, J.M., Ellner, S.P., 2002. Scaling up animal movements in heterogenous landscapes: the importance of behavior. *Ecology* 83, 2240-2247.
- Morris, D.W., 1987. Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection. *Evol Ecol* 1, 379-388.
- Moznette, G.F., 1920. Banana root-borer. *J Agric Res* 19, 39-46.
- Myers, J.H., Savoie, A., van Randen, E., 1998. Eradication and pest management. *Annu Rev Entomol* 43, 471-491.
- Myers, J.H., Simberloff, D., Kuris, A.M., Carey, J.R., 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends Ecol Evol* 15, 316-320.
- Naranjo-Guevara, N., Penaflor, M., Cabezas-Guerrero, M.F., Bento, J.M.S., 2017. Nocturnal herbivore-induced plant volatiles attract the generalist predatory earwig *Doru luteipes* Scudder. *Science of Nature* 104.

RÉFÉRENCES

- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., Smouse, P.E., 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105, 19052-19059.
- Ninkovic, V., Markovic, D., Dahlin, I., 2016. Decoding neighbour volatiles in preparation for future competition and implications for tritrophic interactions. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 23, 11-17.
- Nonci, N., 2005. Biology and intrinsic growth rate of earwig (*Euborellia annulata*). *Indonesian Journal of Agricultural Science* 6.
- Odum, E.P., 1953. *Fundamentals of Ecology*, Philadelphia.
- Okubo, A., 1980. *Diffusion and ecological problems : mathematical models*. Springer, New York.
- Osborne, J.L., Clark, S.J., Morris, R.J., Williams, I.H., Riley, J.R., Smith, A.D., . . . Edwards, A.S., 1999. A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *J Appl Ecol* 36, 519-533.
- Papaix, J., Adamczyk-Chauvat, K., Bouvier, A., Kieu, K., Touzeau, S., Lannou, C., Monod, H., 2014. Pathogen population dynamics in agricultural landscapes: the Ddal modelling framework. *Infect Genet Evol* 27, 509-520.
- Papaix, J., Adamczyk-Chauvat, K., Bouvier, A., Kiêu, K., Touzeau, S., Lannou, C., Monod, H., 2014. Pathogen population dynamics in agricultural landscapes: The Ddal modelling framework. *Infect, Genet Evol* 27, 509-520.
- Parry, H.R., Macfadyen, S., Hopkinson, J.E., Bianchi, F.J.J.A., Zalucki, M.P., Bourne, A., Schellhorn, N.A., 2015. Plant composition modulates arthropod pest and predator abundance: Evidence for culling exotics and planting natives. *Basic Appl Ecol* 16, 531-543.
- Patterson, T., Parton, A., Langrock, R., G Blackwell, P., Thomas, L., King, R., 2016. Statistical modelling of animal movement: a myopic review and a discussion of good practice.
- Pei, Y.Z., Chen, M.M., Liang, X.Y., Li, C.G., Zhu, M.X., 2018. Optimizing pulse timings and amounts of biological interventions for a pest regulation model. *Nonlinear Anal-Hybrid Syst* 27, 353-365.
- Penn, H.J., 2018. Wooded field margins increase potential for cultural and biological control of soybean pests. *Agriculture Ecosystems & Environment* 255, 45-51.
- Perfecto, I., Castiñeiras, A., 1998. Chapter 15 - Deployment of the predaceous ants and their conservation in agroecosystems, in: Barbosa, P. (ed.), *Conservation Biological Control*. Academic Press, San Diego, pp. 269-289.
- Perovic, D.J., Gurr, G.M., Raman, A., Nicol, H.I., 2010. Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: A cost-distance approach. *Biol Control* 52, 263-270.
- Petit, S., Burel, F., 1998. Connectivity in fragmented populations: *Abax parallelepipedus* in a hedgerow network landscape. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 321, 55-61.
- Pewsey, A., Neuhauser, M., Ruxton, G.D., 2013. *Circular statistics in R*. Oxford university press, New York 183 pp.
- Pickett, C.H., 1998. *Enhancing Biological Control: Habitat Management to Promote Natural Enemies of Agricultural Pests*. University of California Press, Berkeley.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275, 542.
- Plank, M.J., Codling, E.A., 2009. Sampling rate and misidentification of Lévy and non-Lévy movement paths. *Ecology* 90, 3546-3553.
- Plank, M.J., James, A., 2008. Optimal foraging: Lévy pattern or process? *Journal of the Royal Society Interface* 5, 1077-1086.

RÉFÉRENCES

- Poeydebat, C., Carval, D., de Bellaire, L.D., Tixier, P., 2016. Balancing competition for resources with multiple pest regulation in diversified agroecosystems: a process-based approach to reconcile diversification and productivity. *Ecology and Evolution* 6, 8607-8616.
- Poeydebat, C., Tixier, P., De Bellaire, L.D., Carval, D., 2017. Plant richness enhances banana weevil regulation in a tropical agroecosystem by affecting a multitrophic food web. *Biol Control* 114, 125-132.
- Poggi, S., Papaix, J., Lavigne, C., Angevin, F., F., L.B., Parisey, N., . . . Wohlfahrt, J., 2018. Issues and challenges in landscape models for agriculture: from the representation of agroecosystems to the design of management strategies. *Landscape Ecol.*
- Polis, G.A., Anderson, W.B., Holt, R.D., 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu Rev Ecol Syst* 28, 289-316.
- Potgieter, L., van Vuuren, J.H., Conlong, D.E., 2015. The role of heterogeneous agricultural landscapes in the suppression of pest species following random walk dispersal patterns. *Ecol Model* 306, 240-246.
- Potting, R.P.J., Perry, J.N., Powell, W., 2005. Insect behavioural ecology and other factors affecting the control efficacy of agro-ecosystem diversification strategies. *Ecol Model* 182, 199-216.
- Poveda, K., Gomez, M., Martinez, E., 2008. Diversification practices: their effect on pest regulation and production *Revista Colombiana de Entomologia* 34, 131-144.
- Prasad, R.P., Snyder, W.E., 2006. Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *J Appl Ecol* 43, 343-352.
- Purushothaman, G., Das, G.G., Venugopal, S., 1970. A note on *Euborellia stali* D., as a pest on *Asiriya mwitund*. *Madras Agricultural Journal* 57, 44-45.
- Pyke, G.H., 2015. Understanding movements of organisms: it's time to abandon the Levy foraging hypothesis. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 1-16.
- Pywell, R.F., Heard, M.S., Woodcock, B.A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., Bullock, J.M., 2015. Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282.
- Quarrell, S.R., Davies, N.W., Walker, P.W., Corkrey, R., Smith, J.A., Allen, G.R., 2016. Identification of the putative aggregation pheromone components emitted by the European earwig, *Forficula auricularia*. *Chemoecology* 26, 173-186.
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. <https://www.R-project.org>. v 3.5.0, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria
- Railsback, S.F., Johnson, M.D., 2011. Pattern-oriented modeling of bird foraging and pest control in coffee farms. *Ecol Model* 222, 3305-3319.
- Railsback, S.F., Johnson, M.D., 2014. Effects of land use on bird populations and pest control services on coffee farms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 6109-6114.
- Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Tscharnkte, T., 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol Lett* 9, 603-614.
- Randlkofer, B., Obermaier, E., Casas, J., Meiners, T., 2010. Connectivity counts: disentangling effects of vegetation structure elements on the searching movement of a parasitoid. *Ecol Entomol* 35, 446-455.
- Rankin, S.M., Storm, S.K., Pioto, D.L., Risser, A.L., 1996. Maternal behavior and clutch manipulation in the ring-legged earwig (Dermaptera: Carcinophoridae). *J Insect Behav* 9, 85-103.
- Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., Habib, R., 2011. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agron Sustain Dev* 32, 273-303.

RÉFÉRENCES

- Reynolds, A., 2015. Liberating Levy walk research from the shackles of optimal foraging. *Physics of Life Reviews* 14, 59-83.
- Rhino, B., Dorel, M., Tixier, P., Risède, J.-M., 2010. Effect of fallows on population dynamics of *Cosmopolites sordidus*: toward integrated management of banana fields with pheromone mass trapping. *Agric For Entomol* 12, 195-202.
- Ricketts, T.H., 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *Am Nat* 158.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35, 491-522.
- Root, R.B., 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecol Monogr* 43, 95-124.
- Roux, E., 2011. Premières tendances du recensement agricole 2010, in: Ministère de l'agriculture, d.l.a., de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire (Ed.). Agrest : la statistique agricole, Fort-De-France, p. 4.
- Rukazambuga, N.D.T.M., Gold, C.S., Gowen, S.R., 1998. Yield loss in East African highland banana (*Musa* spp., AAA-EA group) caused by the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* Germar. *Crop Protect* 17, 581-589.
- Rusch, A., Binet, D., Delbac, L., Thiery, D., 2016a. Local and landscape effects of agricultural intensification on Carabid community structure and weed seed predation in a perennial cropping system. *Landscape Ecol* 31, 2163-2174.
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M.M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., . . . Bommarco, R., 2016b. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agric, Ecsyst & Environ* 221, 198-204.
- Russell, E.P., 1989. Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids. *Environ Entomol* 18, 590-599.
- Schellhorn, N.A., Bianchi, F.J.J.A., Hsu, C.L., 2014. Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annu Rev Entomol* 59, 559-581.
- Schellhorn, N.A., Parry, H.R., Macfadyen, S., Wang, Y.M., Zalucki, M.P., 2015. Connecting scales: Achieving in-field pest control from areawide and landscape ecology studies. *Insect Sci* 22, 35-51.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., . . . Cardona, A., 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nat Methods* 9, 676.
- Schirmel, J., Lenze, S., Katzmann, D., Buchholz, S., 2010. Capture efficiency of pitfall traps is highly affected by sampling interval. *Entomol Exp Appl* 136, 206-210.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C., Sherman, P.W., 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol Evol* 17, 474-480.
- Segoli, M., Rosenheim, J.A., 2012. Should increasing the field size of monocultural crops be expected to exacerbate pest damage? *Agric, Ecsyst & Environ* 150, 38-44.
- Settle, W.H., Ariawan, H., Astuti, E.T., Cahyana, W., Hakim, A.L., Hindayana, D., Lestari, A.S., 1996. Managing Tropical Rice Pests Through Conservation of Generalist Natural Enemies and Alternative Prey. *Ecology* 77, 1975-1988.
- Slifer, E.H., 1967. Sense organs on antennal flagella of earwigs (Dermaptera) with special reference to those of *Forficula auricularia*, *J Morphol*, pp. 63-&.
- Smith, J.N.M., 1974. The Food Searching Behaviour of Two European Thrushes. II: The Adaptiveness of the Search Patterns. *Behaviour* 49, 1-61.

RÉFÉRENCES

- Smouse, P.E., Focardi, S., Moorcroft, P.R., Kie, J.G., Forester, J.D., Morales, J.M., 2010. Stochastic modelling of animal movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365, 2201-2211.
- Snyder, W.E., Ives, A.R., 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84, 91-107.
- Stevens, V.M., Turlure, C., Baguette, M., 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biol Rev Camb Philos Soc* 85, 625-642.
- Stover, R.H., Simmonds, N.W., 1987. *Bananas : Third Edition*. John Wiley and Sons., New York 469 pp.
- Swingland, I.R., 2001. Biodiversity, Definition of, in: Levin, S.A. (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Elsevier, New York, pp. 377-391.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu Rev Entomol* 47, 561-594.
- Tabashnik, B.E., 1983. Host range evolution: the shift from native legume hosts to alfalfa by the butterfly, *Colias philodice* eriphyle. *Evolution* 37, 150-162.
- Tang, W., Bennett, D.A., 2010. Agent-based Modeling of Animal Movement: A Review. *Geography Compass* 4, 682-700.
- Thiagarajan, K.B., 1939. The Habits of the Common Earwig of Annamalainagar, *Euborellia* Stali. *J Bombay Nat Hist Soc* 40, 721-723.
- Thiele, J.C., 2014. R Marries NetLogo: Introduction to the RNetLogo Package. *Journal of Statistical Software* 58, 41.
- Thiele, J.C., Kurth, W., Grimm, V., 2014. Facilitating Parameter Estimation and Sensitivity Analysis of Agent-Based Models: A Cookbook Using Net Logo and R. *Jasss-the Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 17.
- Thies, C., Tscharnkte, T., 1999. Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science* 285, 893-895.
- Thomas, C.F.G., Brown, N.J., Kendall, D.A., 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture Ecosystems & Environment* 113, 51-61.
- Thomas, C.F.G., Jepson, P.C., 1997. Field-scale effects of farming practices on linyphiid spider populations in grass and cereals. *Entomol Exp Appl* 84, 59-69.
- Thomson, L.J., Hoffmann, A.A., 2013. Spatial scale of benefits from adjacent woody vegetation on natural enemies within vineyards. *Biol Control* 64, 57-65.
- Tinevez, J.Y., Perry, N., Schindelin, J., Hoopes, G.M., Reynolds, G.D., Laplantine, E., . . . Eliceiri, K.W., 2017. TrackMate: An open and extensible platform for single-particle tracking. *Methods* 115, 80-90.
- Tixier, P., Dagneaux, D., Mollot, G., Vinatier, F., Duyck, P.F., 2013. Weeds mediate the level of intraguild predation in arthropod food webs. *J Appl Entomol* 137, 702-710.
- Tixier, P., Lavigne, C., Alvarez, S., Gauquier, A., Blanchard, M., Ripoche, A., Achard, R., 2011. Model evaluation of cover crops, application to eleven species for banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 34, 53-61.
- Tixier, P., Malezieux, E., Dorel, M., 2004. SIMBA-POP: a cohort population model for long-term simulation of banana crop harvest. *Ecol Model* 180, 407-417.
- Togni, P.H.B., Venzon, M., Muniz, C.A., Martins, E.F., Pallini, A., Sujii, E.R., 2016. Mechanisms underlying the innate attraction of an aphidophagous coccinellid to coriander plants: Implications for conservation biological control. *Biol Control* 92, 77-84.

RÉFÉRENCES

- Treverrow, N., 1985. Banana weevil borer. Agfacts H6 AE1, 1-3.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., . . . Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol Control* 43, 294-309.
- Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batary, P., DeClerck, F., Gratton, C., . . . Zhang, W., 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control - Five hypotheses. *Biol Conserv* 204, 449-458.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., . . . Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol Rev* 87, 661-685.
- Turchin, P., 1998. Quantitative Analysis of Movement. Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Turner, D.W., 1994. Banana and plantain. *Environmental Physiology of Fruit Crop* 2, 37-64.
- Turner, M.G., 1989. Landscape ecology - the effect of pattern on process. *Annu Rev Ecol Syst* 20, 171-197.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., 2001. Landscape Ecology in theory and practice : Pattern and process 401 pp.
- Tylianakis, J.M., Romo, C.M., 2010. Natural enemy diversity and biological control: Making sense of the context-dependency. *Basic Appl Ecol* 11, 657-668.
- Ugolini, A., Chiussi, R., 1996. Astronomical orientation and learning in the earwig *Labidura riparia*. *Behav Processes* 36, 151-161.
- Valeix, M., Loveridge, A.J., Davidson, Z., Madzikanda, H., Fritz, H., Macdonald, D.W., 2009. How key habitat features influence large terrestrial carnivore movements: waterholes and African lions in a semi-arid savanna of north-western Zimbabwe. *Landscape Ecol* 25, 337-351.
- Van Dyck, H., Baguette, M., 2005a. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic Appl Ecol* 6.
- Van Dyck, H., Baguette, M., 2005b. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic Appl Ecol* 6, 535-545.
- Van Valen, L., 1973. A New Evolutionary law. *Evol Theory* 1, 1-30.
- Vance-Chalcraft, H.D., Rosenheim, J.A., Vonesh, J.R., Osenberg, C.W., Sih, A., 2007. The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. *Ecology* 88, 2689-2696.
- Vet, L.E.M., Dicke, M., 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu Rev Entomol* 37, 141-172.
- Vinatier, F., 2010. Dynamique spatiale du charançon du bananier en interaction avec le système de culture et l'organisation paysagère. AgroParisTech, Paris, p. 202.
- Vinatier, F., Gosme, M., Valantin-Morison, M., 2012a. Explaining host-parasitoid interactions at the landscape scale: a new approach for calibration and sensitivity analysis of complex spatio-temporal models. *Landscape Ecol* 28, 217-231.
- Vinatier, F., Gosme, M., Valantin-Morison, M., 2012b. A tool for testing integrated pest management strategies on a tritrophic system involving pollen beetle, its parasitoid and oilseed rape at the landscape scale. *Landscape Ecol* 27, 1421-1433.

RÉFÉRENCES

- Vinatier, F., Lescourret, F., Duyck, P.-F., Martin, O., Senoussi, R., Tixier, P., 2011. Should I stay or should I go? A habitat-dependent dispersal kernel improves prediction of movement. *PLoS One* 6, e21115.
- Vinatier, F., Lescourret, F., Duyck, P.-F., Tixier, P., 2012c. From IBM to IPM: Using individual-based models to design the spatial arrangement of traps and crops in integrated pest management strategies. *Agric, Ecsyst & Environ* 146, 52-59.
- Vinatier, F., Tixier, P., Le Page, C., Duyck, P.-F., Lescourret, F., 2009. COSMOS, a spatially explicit model to simulate the epidemiology of *Cosmopolites sordidus* in banana fields. *Ecol Model* 220, 2244-2254.
- Viswanathan, G.M., Afanasyev, V., Buldyrev, S.V., Havlin, S., da Luz, M.G.E., Raposo, E.P., Stanley, H.E., 2001. Lévy flights search patterns of biological organisms. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* 295, 85-88.
- Wajnberg, E., Roitberg, B.D., Boivin, G., 2016. Using optimality models to improve the efficacy of parasitoids in biological control programmes. *Entomol Exp Appl* 158, 2-16.
- Wallentin, G., 2017. Spatial simulation: A spatial perspective on individual-based ecology-a review. *Ecol Model* 350, 30-41.
- Wallin, H., Ekbom, B.S., 1988. Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. *Oecologia* 77, 39-43.
- Wallraff, H.G., 1979. Goal-oriented and compass-oriented movements of displaced homing pigeons after confinement in differentially shielded aviaries. *Behav Ecol Sociobiol* 5, 201-225.
- Wang, X., Blanchet, F.G., Koper, N., 2014. Measuring habitat fragmentation: an evaluation of landscape pattern metrics. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 634-646.
- Watson, G.S., 1983. *Statistics on spheres*. Wiley.
- Watson, J.R., Stock, C.A., Sarmiento, J.L., 2015. Exploring the role of movement in determining the global distribution of marine biomass using a coupled hydrodynamic - Size-based ecosystem model. *Prog Oceanogr* 138, 521-532.
- Westerberg, L., Ostman, O., Wennergren, U., 2005. Movement effects on equilibrium distributions of habitat generalists in heterogeneous landscapes. *Ecol Model* 188, 432-447.
- Whittingham, M.J., Devereux, C.L., Evans, A.D., Bradbury, R.B., 2006. Altering perceived predation risk and food availability: management prescriptions to benefit farmland birds on stubble fields. *J Appl Ecol* 43, 640-650.
- Wiens, J.A., 1976. Population Responses to Patchy Environments. *Annu Rev Ecol Syst* 7, 81-120.
- Wiens, J.A., 2002. Central Concepts and Issues of Landscape Ecology, in: K.J. G. (ed.), *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Springer, New York, pp. 3-21.
- Wiens, J.A., Schooley, R.L., Weeks, R.D., 1997. Patchy Landscapes and Animal Movements: Do Beetles Percolate? *Oikos* 78, 257-264.
- Wilensky, U., 1999. Netlogo. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, v 6.0.1, Northwestern University. Evanston, IL
- With, K.A., Cadaret, S.J., Davis, C., 1999. Movement Responses to Patch Structure in Experimental Fractal Landscapes. *Ecology* 80, 1340-1353.
- With, K.A., King, A.W., 1999. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landscape Ecol* 14, 73-82.
- Xu, Q.C., Xu, H.L., Fujiyama, S., Amarasekara, P., 2015. Indigenous generalist predators and plant residues: conservation biological control of pests in an organically managed cabbage field. *Int J Pest Manage* 61, 113-120.

RÉFÉRENCES

- Zaller, J.G., Kerschbaumer, G., Rizzoli, R., Tiefenbacher, A., Gruber, E., Schedl, H., 2015. Monitoring arthropods in protected grasslands: comparing pitfall trapping, quadrat sampling and video monitoring. *Web Ecol* 15, 15-23.
- Zollner, P.A., Lima, S.L., 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80, 1019-1030.
- Zollner, P.A., Lima, S.L., 2005. Behavioral tradeoffs when dispersing across a patchy landscape. *Oikos* 108.